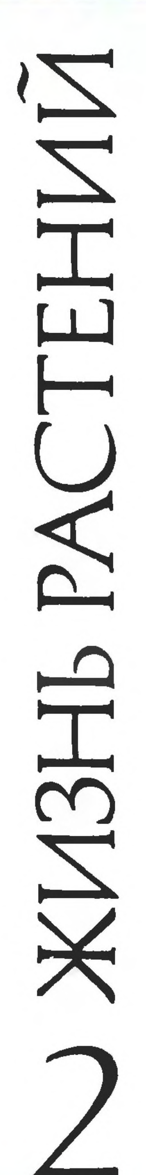
ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ



2

ИНДЕКС
РУС LAT

СОДЕРЖАНИЕ

ТАБЛИЦЫ

2 ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР,
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

1
ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2
ГРИБЫ

3
ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4
МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ I

6
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ II

58
Ж 71

Ж $\frac{60501-450}{103(03)-76}$ Подп. изд.

ТОМ ВТОРОЙ

ГРИБЫ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
профессора
М. В. ГОРЛЕНКО

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1976

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Профессора

М. В. ГОРЛЕНКО, Д. В. СОКОЛОВ

Доктора биологических наук

А. А. ЕВЛАХОВА, М. А. ЛИТВИНОВ, Д. Г. МЕЛИК-ХАЧАТРЯН, А. А. МИЛЬКО, Н. С. НОВОТЕЛЬНОВА, Э. Х. ПАРМАСТО, Э. И. СЛЕПЯН, Б. А. ТОМИЛИН

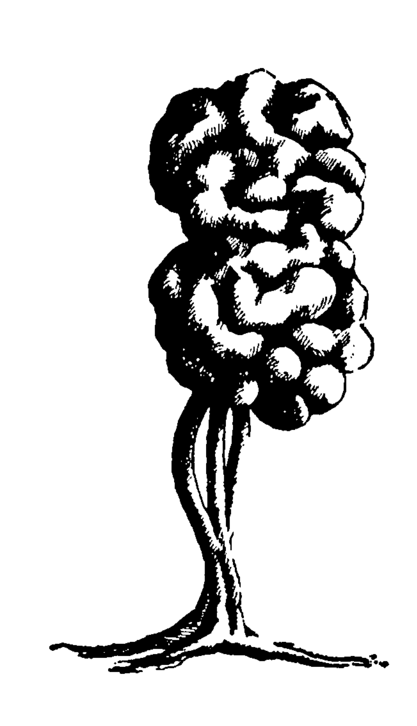
Кандидаты биологических наук

И. П. БАБЬЕВА, Э. К. ВИМБА, М. А. БОНДАРЦЕВА, Б. П. ВАСИЛЬКОВ, Л. В. ГАРИБОВА, И. А. ДУДКА, Ю. Т. ДЬЯКОВ, И. В. КАРАТЫГИН, Л. М. ЛЕВКИНА, С. Н. ЛЕКОМЦЕВА, В. П. ПРОХОРОВ, А. Г. РАЙТВИЙР, И. И. СИДОРОВА, Т. П. СИЗОВА, М. Ю. СТЕПАНОВА, К. Л. ТАРАСОВ, Г. Д. УСПЕНСКАЯ

В томе использованы фотографии:

С. П. Вассера, Э. К. Вимбы, Л. В. Гарибовой, М. В. Горленко, С. А. Егорова, Ю. А. Коробко, Ю. Б. Королева, Д. С. Курицыной, Г. Ф. Лебедевой, В. Я. Лукина, А. Я. Малкиной, Д. Г. Мелик-Хачатрян, А. И. Милько, Э. Х. Пармасто, В. П. Прохорова, М. А. Проценко, А. Г. Райтвийра, А. А. Рогова, И. И. Сидоровой.

СЛИЗЕВИКИ
(MYXOMYCOTA)



В этом томе, посвященном грибам, описывается небольшая, но интересная группа близких к грибам организмов — слизевиков, или миксомицетов, которая во многих современных системах рассматривается как самостоятельный отдел. Вегетативные тела слизевиков представлены плазменной массой с большим количеством ядер, не одетой оболочкой. Такие тела называют плазмодиями.

Плазмодий — сложное образование. В его составе около 75% воды, а из остальной части около 30% белков; кроме того, в нем содержится гликоген, или животный крахмал, и пульсирующие вакуоли. Некоторые слизевики характеризуются наличием большого количества извести (до 28%) или других включений. У большинства слизевиков в плазмодии находятся пигменты, придающие им самые различные окраски: ярко-желтую, розовую, красную, фиолетовую, почти черную. При этом окраска плазмодия постоянна для данного вида слизевика, но на ее интенсивность очень влияют реакция среды, освещение, температура, питание и другие факторы окружающей среды. Предполагают, что некоторые пигменты представляют собой фоторецепторы, играющие важную роль в развитии слизевиков. Для слизевиков с окрашенными плазмодиями свет необходим для формирования спороношения, которое образуется после периода вегетативного роста.

Размеры плазмодиев у слизевиков разных видов могут быть самые различные, от микроскопически малых (например, Echinostelium minutum, Clastoderma debaryanum) до очень больших. Например, у *фулиго* (Fuligo) плазмодий может вырасти до нескольких десятков сантиметров в диаметре. Именно такой, большой, ярко-желтый, пенистый, пышный плазмодий этого слизевика изображен в «Жизни растений» К. А. Тимирязева. Вообще плазмодий почти всех слизевиков в течение жизни увеличивается в размерах, и иногда очень быстро, конечно, при наличии благоприятных условий. Так, плазмодий слизевика многоголового (Physarum polycephalum) диаметром 1 *см* за неделю достиг размера 25 *см*^{2}!

Основную массу видов слизевиков составляют сапрофитные формы, живущие главным образом в лесах, где-нибудь в глубине гнилых пней, под опавшей корой или опавшими листьями, в трещинах и щелях замшелых колод. До поры до времени плазмодий находится в темноте и питается, главным образом впитывая всей своей поверхностью органические вещества из окружающей его влаги. Но, кроме этого, плазмодий может активно захватывать и твердые пищевые частицы, и живых бактерий, амеб, жгутиковых, мицелий и споры грибов. Собственно, поэтому слизевики нельзя считать чисто сапрофитными организмами.

Плазмодий активно перемещается в направлении источников пищи, т. е. обладает положительным трофотаксисом. Он движется в направлении более влажных мест и навстречу току воды (положительные гидро- и реотаксисы). Пользуясь этой особенностью плазмодия, его можно «выманить», например, из пня. Для этого нужно поместить от края пня в глубь его наклонно полоску стекла, а сверху нее положить фильтровальную бумагу, конец которой погрузить в сосуд с водой. Ток воды может вызвать вползание плазмодия по стеклу, тогда можно не только

рассмотреть его под микроскопом, но и проследить, с какой скоростью он перемещается.

Движущие силы токов плазмы в плазмодии еще сравнительно мало изучены. Однако существует предположение, что движение связано с изменением вязкости специального белка — миксомиозина — при взаимодействии с АТФ. АТФ (аденозинтрифосфат) используется во всех реакциях обмена любой клетки живого организма, требующих затраты энергии. Наличие миксомиозина, так же как и АТФ, непосредственно доказано в плазмодии слизевика многоголового. Интересно, что, по-видимому, реакция этих двух веществ протекает так же, как реакция АТФ с актомиозином в мышцах животных и человека.

В прозрачном прикраевом слое цитоплазмы, свободном от органелл, с помощью электронного микроскопа были обнаружены чрезвычайно тонкие нити, находящиеся в непосредственном контакте с оболочкой. Было высказано предположение, что сокращение этих нитей также связано с токами цитоплазмы и движением плазмодия. Токи цитоплазмы в плазмодии можно непосредственно наблюдать под микроскопом. При этом в направлении движения у плазмодия возникают выросты, напоминающие псевдоподии простейших животных, и общий объем цитоплазмы всегда оказывается большим на переднем по движению конце плазмодия. Такая полярность плазмодия, по-видимому, тесно связана с концентрацией калия, т. е. большие концентрации возникают на переднем конце мигрирующего плазмодия. Измерена скорость движения плазмодия. Она довольно значительна, достигая 0,1—0,4 *мм* в минуту.

Интересно, что при неблагоприятных условиях (большая сухость субстрата, низкие температуры, отсутствие пищи и т. п.) плазмодий может превращаться в утолщенную, твердеющую массу — с к л е р о ц и й. Такие склероции могут очень длительно сохранять жизнеспособность и опять превращаться в плазмодий. Известен случай превращения в плазмодий склероция слизевика фулиго, пролежавшего в гербарии 20 лет!

Проследить в природной обстановке цикл развития какого-нибудь слизевика — увлекательное занятие не только для биолога, но для всякого человека, любящего природу. Оказывается, в какой-то момент жизни, определяемый окружающими условиями и главным образом соответствующим состоянием самого плазмодия, отрицательный фототаксис у него меняется на положительный и он сам выползает на поверхность, к свету. Вот тут и можно найти на пнях или просто на земле, на мху слизистые массы различных окрасок — плазмодии. Можно наблюдать за дальнейшим развитием плазмодия на месте или очень бережно, стараясь не повредить, взять его с собой вместе с субстратом, на котором он был найден. Буквально на глазах начнутся чудесные превращения. Весь плазмодий преобразуется в спороношения, различные у разных видов слизевиков. Иногда этот процесс длится всего несколько часов, иногда занимает примерно двое суток.

Интересно, что некоторые группы слизевиков предпочитают какой-то определенный субстрат для формирования спороношения. Так, виды рода *бадамия* (Badhamia) плодоносят большей частью на коре гнилых деревьев, виды рода *крибрария* (Cribraria) выбирают древесину хвойных деревьев, виды рода *дидимиум* (Didymium) предпочитают отмершие листья, а большинство видов рода *трихия* (Trichia) — мертвую древесину (табл. 1,*4*).

Самое простое спороношение представляет собой нечто вроде подушечки или лепешки. При его формировании плазмодий, не меняя формы, одевается перепончатой или хрящеватой оболочкой. Более сложные спороношения представляют собой отдельные или скученные плодовые тела, у одних слизевиков — на ножках, а у других — без них (сидячие). У многих эти спороношения очень красивы, особенно при рассматривании в лупу или под бинокуляром.

У некоторых слизевиков вначале закладываются отдельные спороношения, но на ранних стадиях развития они сливаются вместе и одеваются одной общей оболочкой. Такие образования называются э т а л и я м и.

Внутри спороношений развиваются споры. Когда оболочка зрелого спороношения разрывается, споры рассеиваются по воздуху. Таким образом становится понятным выход плазмодия на поверхность перед образованием спороношения. Для образования его необходим свет, а зрелые споры должны распространяться и заселять новые подходящие местообитания.

У многих слизевиков в спороношении имеются особые нити — к а п и л л и ц и й. Они имеют различное строение: ветвистые, неветвистые, в виде полых трубочек, сплошные, похожие на нежную сеть или каркас. Так как на их поверхности большей частью имеются утолщения в виде колец, спиралей, шипиков, бородавок, то они способны к гигроскопическим движениям. У большинства слизевиков они упруго свернуты внутри спороношения, а при вскрытии его выпрямляются, как пружина, меняют положение при изменении влажности воздуха, таким образом разрыхляют споровую массу и содействуют рассеиванию спор.

При благоприятных условиях споры прорастают. Для этого в первую очередь необходима

жидкая среда. Если условия неблагоприятны, споры могут очень долгое время, даже несколько десятков лет, сохранять жизнеспособность, не прорастая. На электронных микрографиях спор Didymium nigripes обнаруживаются два слоя (внутренний, более тонкий, целлюлозный, и наружный — хитиновый), а у Physarum gyrosum таких слоев имеется даже три. Видимо, наличие такой оболочки обеспечивает бо́льшую сохраняемость жизнеспособности спор.

Если спора прорастает в воде или в питательном растворе, то из пор, имеющихся в оболочке или при разрыве ее, выходят одна, две, иногда даже четыре или восемь зооспор с двумя жгутиками на переднем, суженном конце. Второй жгутик очень короткий, часто согнутый, и появляется он не сразу, поэтому не всегда обнаруживается. В случае прорастания споры просто на влажной поверхности жгутики не вырабатываются и из споры выходят маленькие амебы, так называемые миксамебы. Количество зооспор и миксамеб в среде может увеличиваться, так как они могут размножаться, продольно делясь.

При достижении некоторой критической для данных условий концентрации зооспор или миксамеб наступает половой процесс, т. е. они сливаются попарно задними концами. Их ядра также сливаются, и возникает миксамеба с диплоидным ядром, представляющая собой начало развития нового плазмодия. Ядро его делится без редукции числа хромосом (митотически). Немедленно после митоза в плазмодии начинается синтез ДНК, продолжающийся в течение 1—2 *ч*. Таким образом в плазмодии увеличивается масса ядерного вещества, ядра синхронно делятся, и плазмодий становится многоядерным, т. е. тем самым диплоидным плазмодием, с которого мы начали рассмотрение жизненного цикла слизевиков.

Следует заметить, что маленькие диплоидные плазмодии могут сливаться друг с другом. Это замечательное явление, ранее толковавшееся как механизм образования плазмодия, имеет весьма существенное значение, так как говорит о вероятном существовании в одном плазмодии ядер различного происхождения, т. е. о возможном г е т е р о к а р и о з е (разнокачественности ядер). Вероятность слияния плазмодиев, имеющих ядра разной генетической структуры, подтверждается тем, что в плазмодии слизевика Didymium nigripes обнаружены ядра с различным количеством ДНК, плоидностью и размерами.

Образовавшийся плазмодий уходит куда-нибудь в глубину пня или под листья, начинает перемещаться, питаться, расти до поры нового спороношения.

В настоящее время многие слизевики удается не только культивировать на искусственных питательных средах, но примерно 40 видов из них осуществляют в этих условиях весь цикл развития. Поэтому слизевики — очень ценны как объекты для различного рода исследований: биохимических, биофизических, физиологических, цитологических и генетических.

Большинство слизевиков — космополиты, т. е. распространены повсеместно, и только некоторые приурочены к тропическим и субтропическим областям, как, например, Physarum nicaraguense и Physarum javanicum. С другой стороны, имеются виды, не встречающиеся за пределами умеренных зон. Таков слизевик Hemitrichia clavata. Немногие виды распространены в альпийских и субальпийских областях (например, Diderma alpinum, Lepidoderma granuliferum, Lamproderma carestiae).

Среди наиболее широко распространенных слизевиков можно назвать вид ликогала — Lycogala epidendrum. Его кораллово-розовый плазмодий образует на мертвой древесине спороношения в виде шариков или горошин от нескольких миллиметров до 1,5 *см* в диаметре. Вначале они имеют такую же кораллово-розовую окраску, и, если их раздавить, из них вытекает жидкое содержимое такого же цвета (в народе эти спороношения называют «волчье вымя»). Постепенно оболочка спороношения (п е р и д и й) буреет, утончается, делается хрупкой и покрывается бородавочками. Наверху образуется отверстие, из которого начинают при малейшем толчке вылетать массы мельчайших спор в виде облачка, заметного простым глазом. Рассеиванию их способствует наличие ветвящегося, уплощенного капиллиция с поперечными складками на поверхности. По внешнему виду такое спороношение очень похоже на обычные грибы-дождевики, внутри которых так же находятся и споры, и капиллиций. Не удивительно поэтому, что, не зная процесса развития этого слизевика, отличного от развития дождевиков, и основываясь на чисто внешнем сходстве, этот слизевик, описанный в XVII в., был отнесен тогда же к грибам, среди которых этот и другие виды слизевиков оставались до середины прошлого столетия. В это время в лаборатории ботаника и миколога А. д е Б а р и был разработан метод онтогенеза, т. е. метод изучения полного цикла развития представителей низших растений. Таким образом была установлена связь между плазмодиальной стадией и спороношением слизевиков. В результате своих работ по слизевикам де Бари пришел к заключению, что они стоят гораздо ближе к амебоидным простейшим животным, чем к грибам. Эту точку зрения разделяют некоторые современные исследова-

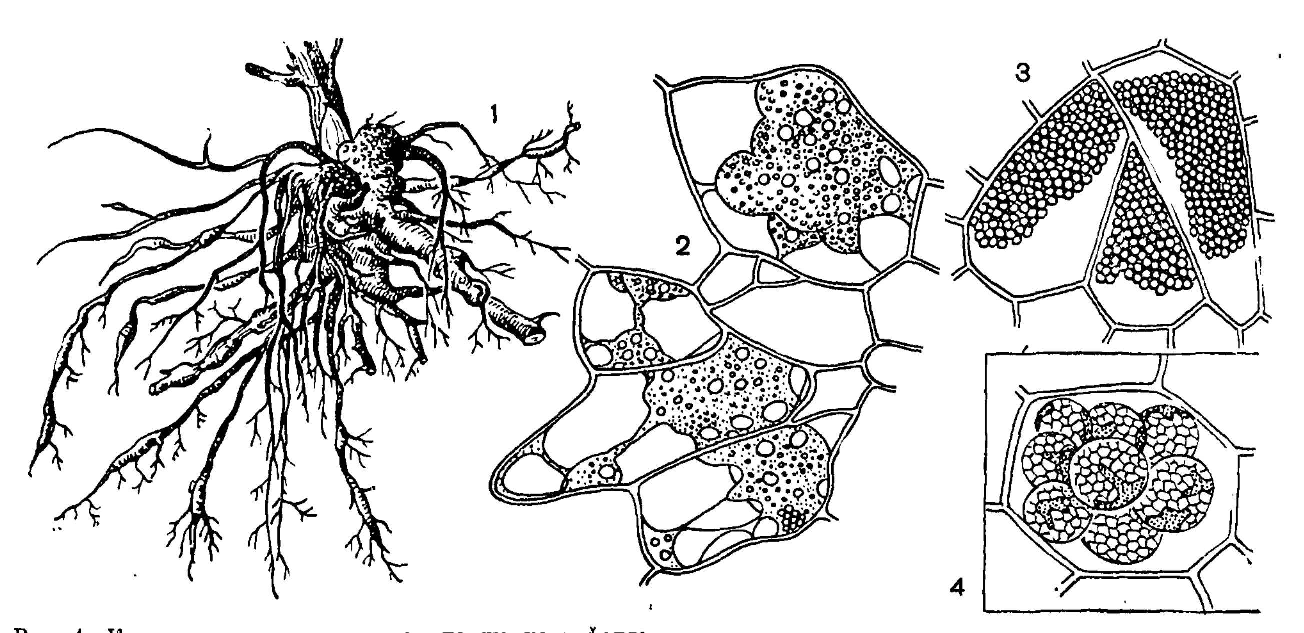


Рис. 1. Кила капусты и порошистая парша картофеля:

1 — общий вид пораженных килой корней; 2 — клетки корня с плазмодием возбудителя килы; 3 — клетки корня со спорами паразита; 4 — губчатые комочки спор возбудителя порошистой парши картофеля в тканях клубня.

тели. Однако большинство микологов считают слизевики не тождественными, но близкородственными к грибам, среди которых также имеются представители с вегетативными телами, выраженными как голая плазменная масса.

К вопросу о происхождении слизевиков мы еще вернемся, а сейчас приведем очень краткие описания некоторых слизевиков из наиболее часто встречающихся, как, например, уже упоминавшиеся фулиго и ликогала.

Род слизевиков с экзогенно (наружно) образующимися спорами (односпоровыми спорангиями) — *цератиомикса* (Ceratiomyxa), а один из широко распространенных видов этого рода — Ceratiomyxa fruticulosa. Плазмодии его прозрачные, бесцветные или желтоватые, а возникающие из них спороношения снежно-белые, очень нежные; они представляют собой пучки колонок или сосочков высотой 1—2 *мм*, поверхность которых покрыта спорами, сидящими на тонких ножках (табл. 1,*1*).

По количеству известных видов (более 80) первое место среди слизевиков занимает род *физарум* (Physarum, табл. 2,*3*).

Плазмодии представителей рода физарум бесцветные или окрашены в желтые либо оранжевые тона. Спороношения очень разнообразны по окраске и строению, сидячие или на ножках, открывающиеся неправильными разрывами оболочки. Для них характерно наличие извести в оболочке и в узлах капиллиция.

На древесине часто встречаются виды рода *стемонитис* (Stemonitis). Их плазмодий, белый или лимонно-желтый, преобразуется в спороношение в виде тесно скученных изящных «перышек», представляющих собой спорангии удлиненной формы, которые имеют ножку, продолжающуюся в колонку внутри спорангия. Тонкая сеть капиллиция соединена с колонкой. Перидий (оболочка спорангия) исчезает очень рано, и остается сеть капиллиция, коричневая от покрывающих ее спор (табл. 2,*2*).

Спороношения видов рода *арцирия* (Arcyria) также красивы и изящны. Они отличаются более яркими окрасками (например, карминово-красной, желто-бурой) сети капиллиция, выходящей из «чашечки»— остатка перидия в верхней части ножки (табл. 1,*3*).

Очень эффектны спороношения Leocarpus fragilis. Они похожи на крошечные сливы с темной, блестящей, как бы лакированной оболочкой (табл. 2,*4*).

Все указанные здесь примеры не исчерпывают разнообразия в строении слизевиков и могут дать только некоторое представление об отдельных родах, встречающихся повсеместно.

Кроме вышеописанных, имеется еще одна очень важная группа слизевиков — внутриклеточные паразиты растений. Вегетативное тело их представлено также плазменной массой с большим количеством ядер, преобразующейся затем в споры. В отличие от свободноживущих сапрофитных слизевиков они не образуют никаких специальных спороношений, так как вместилищем для спор служит оболочка клетки растения-хозяина.

Важнейший представитель этой группы — возбудитель килы капусты и других кресто-

цветных — Plasmodiophora brassicae. Корни больного растения имеют необычный, уродливый вид (рис. 1).

Они вздуты, и их общая масса составляет около половины общей массы растений вместо $^1/_{30}$ или $^1/_{70}$ у здоровых растений. Если разрезать корни, находящиеся на ранней стадии заражения, то в некоторых клетках их видны миксамебы или плазмодии слизевика. На поздней стадии заражения эти клетки корня оказываются буквально набитыми мелкими круглыми спорами, на которые распался плазмодий.

Интересно, что клетки корня, содержащие паразитов, сильно увеличиваются в размерах по сравнению с нормальными и, кроме того, усиленно делятся, в результате чего образуется опухоль. Если, например, заражается капустная рассада, кочаны могут совсем не образоваться, а при заражении взрослых растений капусты кочаны недоразвиваются. Корни, сгнивая, освобождают массу спор, попадающих в почву. Распространению спор в почве способствуют дождевые черви, различные почвенные насекомые, токи воды и т. п. Человек также может содействовать их расселению и переносу на новые места, например, применяя в качестве удобрения навоз животных, которым скармливался зараженный турнепс. В почве споры могут долго сохраняться, прорастая при благоприятных условиях; выходящие из них двужгутиковые зооспоры или образующиеся из зооспор миксамебы заражают новые растения, главным образом через корневые волоски. Внутри клеток корня, при слиянии миксамеб и последующих митотических делениях ядра, образуются многоядерные плазмодии.

Это заболевание капусты было известно издавна и наносило большой ущерб овощеводству. Так, в иные годы погибало более половины урожая капусты. Однако причину болезни искали то в повреждениях насекомыми, то в неблагоприятных условиях почвы и т. п.

В 1872 г. Санкт-Петербургское общество садоводства объявило премию за выяснение причин болезни и разработку мер борьбы с нею. Независимо от объявленного конкурса изучением загадочного заболевания капусты занялся М. С. Воронин, который описал уже в 1875 г. в главных чертах цикл развития возбудителя капустной килы и предложил меры борьбы с паразитом (прожигание почвы в парниках, отбор рассады, плодосмен). Эта работа М. С. Воронина вошла в фонд классических исследований по болезням растений.

Многие детали были впоследствии уточнены работами русских и зарубежных исследователей. В частности, были выяснены условия, особенно благоприятствующие прорастанию спор и заражению растений: высокая влажность почвы (в пределах 80—90% полной влагоемкости), температура почвы 18—24 °С, pH 6,0—6,5.

Особенно вредоносна кила капусты в европейской части СССР (на подзолистых почвах нечерноземной зоны). Однако в последние годы болезнь обнаружена в ряде восточных районов (Сибирь, Дальний Восток) и в некоторых южных районах (Азербайджан и др.), особенно при выращивании капусты в поймах рек.

Оказалось, что Plasmodiophora brassicae может заражать примерно 200 видов культурных и дикорастущих крестоцветных. Возможно, последние могут служить местом резервации паразита.

Другой представитель этой группы, также имеющий практическое значение,— возбудитель порошистой парши картофеля — *спонгоспора*—Spongospora solani, поражающая клубни, корни, реже столоны картофеля, томаты и другие виды пасленовых. Многоядерные плазмодии, локализующиеся в покровных клетках клубня картофеля, образуют там губчатые комочки плотно спаянных спор. Пораженные клетки отделяются от нижележащей ткани клубня слоем пробки. Вначале пораженный участок имеет вид бугорка на клубне. Потом на этом месте кожица клубня звездчато разрывается и образуется язвочка с коричневым порошистым содержимым из скопления губчатых комочков спор (рис. 1). Корневая форма имеет вид небольших белых желвачков, потом темнеющих и распадающихся. В почве из спор

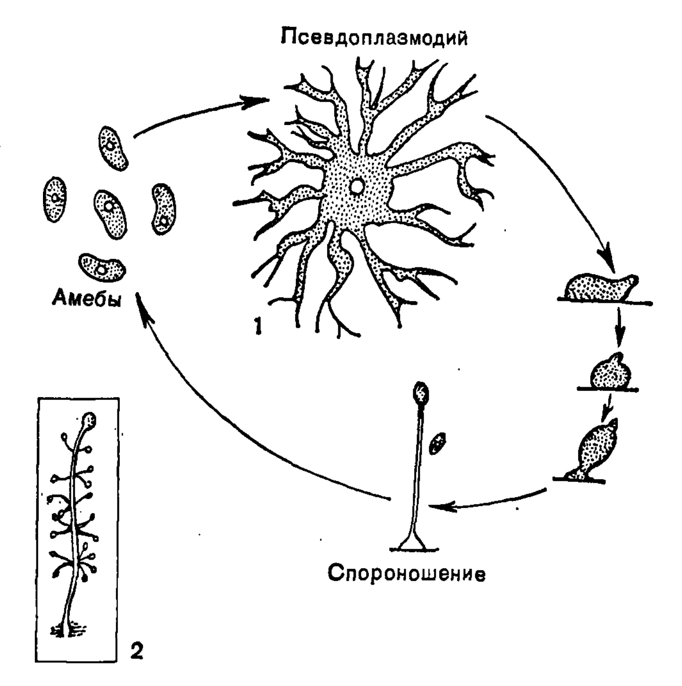


Рис. 2. Акразиевые:

1 — Dictyostelium discoideum: фазы развития; *2* — Polysphondilium violaceum: спороношение.

выходят зооспоры, проникающие в корневые волоски или непосредственно в клетки эпидермиса. Если язвочки находятся вблизи ростков, то последние могут не развиваться. Кроме того, в эти язвочки могут попадать микробы, разрушающие клубень.

Заболевание известно почти во всех странах умеренного пояса. В СССР оно распространено в Белорусской ССР и Ленинградской области. Главные меры борьбы — соблюдение севооборотов и отбор здоровых клубней для посадки.

Очень интересна среди низших организмов группа акразиевых (Acrasieae), развивающихся главным образом на навозе. На определенной стадии развития акразиевые внешне очень похожи на плазмодии и, как и слизевики, образуют спороношения. Однако при знакомстве с циклом развития их становится ясно, что это сходство чисто внешнее. Во-первых, у них совершенно отсутствует подвижная жгутиковая стадия — зооспоры. Во-вторых, плазмодий у них не настоящий. В вегетативной фазе развития акразиевые похожи на амеб, многие передвигаются при помощи псевдоподий, размножаются делением, и количество их таким образом увеличивается. Когда исчерпываются запасы пищи, амебы сползают вместе и сливаются в общую массу, не теряя при этом своей индивидуальности, т. е. слияние это не полное. Эта единая масса амеб, внешне очень напоминающая плазмодий, называется псевдоплазмодием.

Сходство акразиевых со слизевиками увеличивается и в том, что псевдоплазмодии некоторых акразиевых начинают активно двигаться (мигрировать) и затем образуют спороношения. У наиболее известного представителя акразиевых — Dictyostelium discoideum, встречающегося на навозе,— спороношение белого цвета, ножка прямая, длиной 3—8 *мм*, несущая на вершине шаровидную головку спор диаметром 0,2—0,3 *мм*. При формировании спороношения одни амебы превращаются в клетки ножки, а другие, вползая по ним кверху, образуют споры. И те и другие вырабатывают при этом целлюлозные оболочки (рис. 2).

У Polysphondilium violaceum спороношение фиолетового цвета, длинная ножка мутовчато ветвится и каждая веточка кончается споровой головкой удлиненной формы (рис. 2). При прорастании из спор снова выходят амебы.

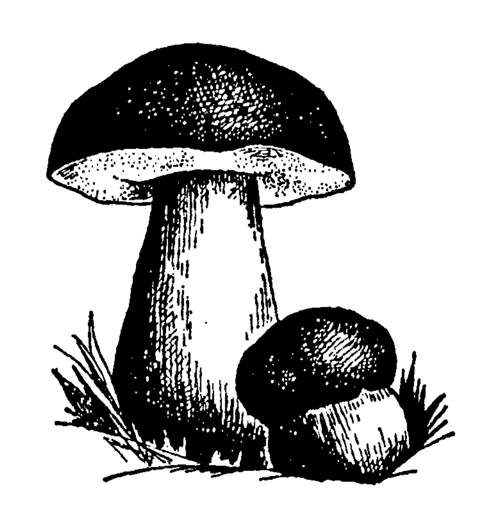
Многие акразиевые хорошо развиваются в культуре. Например, Dictyostelium discoideum проходит весь цикл развития за 3—4 дня, если его посеять на агаризированный отвар сена с бактерией *кишечной палочкой* (Escherichia coli). Это делает их очень удобными объектами для различного рода исследований.

Мы рассмотрели три группы внешне похожих организмов. Но имеются ли у них родственные связи или общие предки? Сапрофитные слизевики правильнее всего считать самостоятельной ветвью развития, возникшей из простейших жгутиковых и рано обособившейся в процессе эволюции. Их плазмодий можно рассматривать как результат приспособления к наземной жизни, так как у многих современных бесцветных и окрашенных жгутиковых в определенных условиях, например при подсыхании водоемов, в которых они живут, также возникает плазмодий. Появление спороношения в цикле развития представляет дальнейший шаг эволюции в сухопутных условиях.

К сапрофитным слизевикам тесно примыкают паразитные слизевики, отличающиеся главным образом отсутствием морфологически обособленных спороношений, что можно объяснить их образом жизни в качестве внутриклетных паразитов.

Что касается акразиевых, то вероятнее всего предположить их родство со свободноживущими амебами. Однако своеобразие этой группы представляет еще очень много загадочного.

ГРИБЫ
(MYCOTA, или FUNGI)



пустая страница

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

СТРОЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы — обширная группа организмов, насчитывающая около 100 тыс. видов. Они занимают особое положение в системе органического мира, представляя, по-видимому, особое царство, наряду с царствами животных и растений. Они лишены хлорофилла и поэтому требуют для питания готовое органическое вещество (их называют гетеротрофными). По наличию в обмене мочевины, хитина в оболочке клеток, запасного продукта — гликогена, а не крахмала — они приближаются к животным. С другой стороны, по способу питания путем всасывания (адсорбтивное питание), а не заглатывания пищи, по неограниченному росту они напоминают растения.

Грибы весьма разнообразны по внешнему виду, местам обитания и физиологическим функциям. Однако у них есть и общие черты. Основой вегетативного тела грибов является мицелий, или грибница, представляющая собой систему тонких ветвящихся нитей, или гиф, находящихся на поверхности субстрата, где живет гриб, или внутри его. Обычно грибница бывает весьма обильна, с большой общей поверхностью. Через нее осмотическим путем происходит всасывание пищи. У грибов, *условно* называемых низшими, грибница не имеет перегородок (неклеточная); у некоторых тело представляет голый протопласт; у остальных грибница разделена на клетки.

Клетка грибов в большинстве покрыта твердой оболочкой — клеточной стенкой. Ее нет у зооспор и вегетативного тела некоторых простейших грибов. Внутрь от клеточной стенки расположена цитоплазматическая мембрана, окружающая внутреннюю часть клетки — протопласт (рис. 1).

Клеточная стенка на 80—90% состоит из содержащих азот и безазотистых полисахаридов. Кроме того, в ее составе в небольшом количестве имеются белки, липиды и полифосфаты. У большинства грибов основным полисахаридом является хитин, а у оомицетов — целлюлоза.

В цитоплазме гриба содержатся структурные белки и не связанные с органоидами клетки ферменты, аминокислоты, углеводы, липиды. В грибной клетке есть органеллы: митохондрии (сходные в основном с таковыми у высших растений), лизосомы с протеолитическими ферментами, осуществляющими расщепление белков. В клетке гриба есть вакуоли, содержащие запасные питательные вещества — волютин, липиды, гликоген, а также жиры, в основном ненасыщенные жирные кислоты. Крахмала нет.

В грибной клетке имеется от одного до нескольких ядер. У ядра двойная мембрана, ядрышко и хромосомы, содержащие дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК).

Гифы, из которых образуется мицелий, имеют верхушечный рост и обильно ветвятся. Ветви у них тем моложе, чем ближе расположены к растущей вершине. При образовании органов спороношения, а часто и в вегетативных органах грибные нити плотно переплетаются, образуя ложную ткань, или плектенхиму (рис. 2). Она отличается

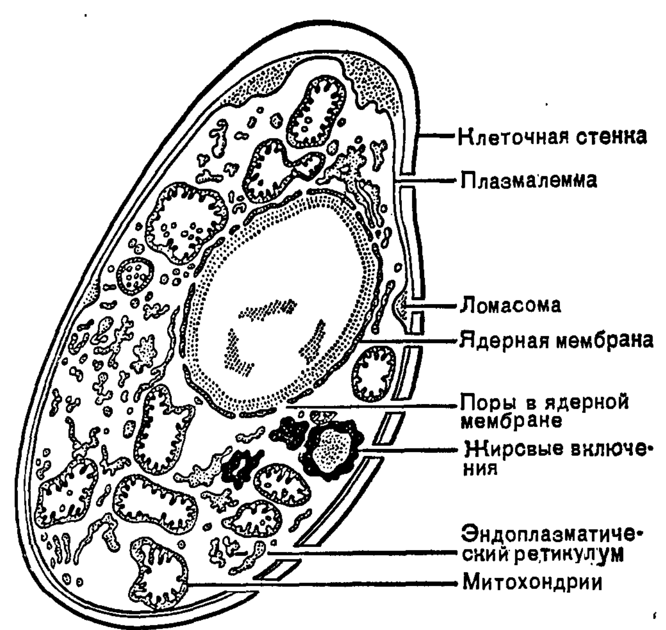


Рис. 1. Грибная клетка.

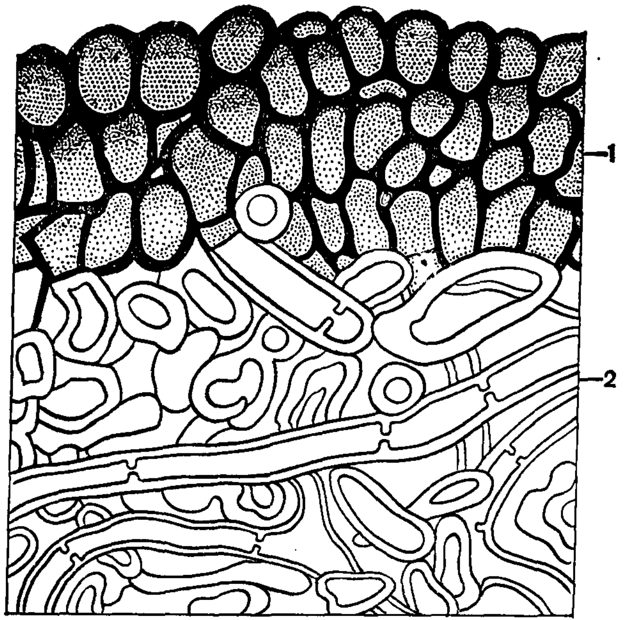


Рис. 2. Ложная ткань гриба:
1 — наружный слой; 2 — внутренний слой.

от настоящей ткани своим происхождением. Ложная ткань грибов образуется путем переплетения нитей грибницы, а у высших растений — в результате деления клеток по всем направлениям. Под микроскопом плектенхима нередко напоминает обычную паренхиму, причем иногда в ней наблюдается известная дифференцировка на кроющую, проводящую и т. п.

Как указывалось, у большинства хитридиевых грибов мицелий отсутствует, и тогда тело их представлено голым протопластом. У других хитридиевых, а также у оомицетов, большинства зигомицетов он лишен перегородок, хотя иногда достигает больших размеров, представляя, по существу, одну гигантскую клетку со многими ядрами. У остальных грибов гифы мицелия имеют поперечные перегородки, делящие их на клетки, часто многоядерные.

Параллельное соединение гиф образует мицелиальные тяжи, хорошо заметные при основании крупных плодовых тел. По ним притекают вода и питательные вещества.

У некоторых грибов (особенно у опенка и домовых грибов) тяжи более мощные, их называют ризоморфами (они достигают нескольких метров длиной и нескольких миллиметров толщиной). У ризоморфов стенки наружных гиф темного цвета, а внутренние гифы обычно белые. Назначение ризоморфов то же, что и тонких тяжей, причем в некоторых случаях внутри ризоморф имеются особые проводящие трубки — широкие гифы, напоминающие сосуды высших растений.

Особый тип видоизменения мицелия представляют склероции — плотные переплетения гиф. Склероции богаты запасными питательными веществами и помогают грибу переносить неблагоприятные условия зимой, во время засухи и т. п. Склероции снаружи обычно темные, округлые или неправильной формы, от очень мелких до 30 *см* в диаметре. Из склероциев развиваются или мицелий, или органы плодоношения.

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

У грибов различают вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение может осуществляться при отделении от основной массы мицелия его частей, которые могут развиваться самостоятельно. Кроме того, на мицелии могут развиваться артроспоры (оидии) и хламидоспоры (рис. 3). Артроспоры образуются в результате распадения гиф на отдельные короткие клетки, каждая из которых дает начало новому организму. Хламидоспоры образуются примерно так же, но они имеют более толстую темноокрашенную оболочку. Они хорошо переносят неблагоприятные условия и прорастают чаще всего мицелием.

Вегетативное размножение возможно также путем почкования мицелия или отдельных клеток, например у дрожжевых грибов. Процесс этот состоит в том, что на клетках мицелия образуются выросты (почки), постепенно уве-

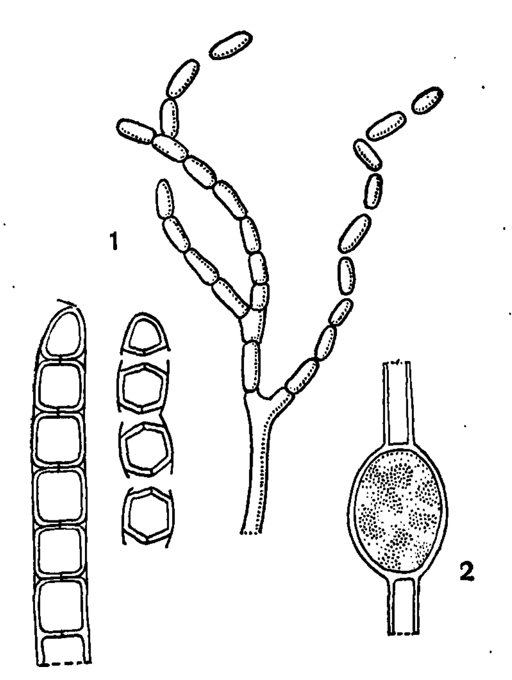


Рис. 3. Вегетативное размножение грибов:
1 — артроспоры; *2* — хламидоспора.

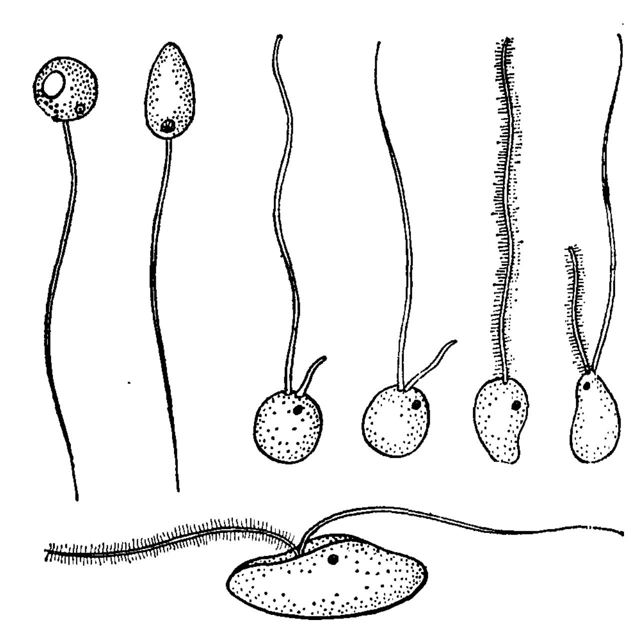


Рис. 4. Типы жгутиков у зооспор грибов.

личивающиеся в размерах. Такие почки отделяются от материнской клетки или сохраняют с ней связь, принимая вид своеобразных цепочек. Почкование особенно свойственно дрожжевым грибам, но бывает и у представителей других групп. Например, часто почкуются сумкоспоры у голосумчатых грибов и базидиоспоры некоторых головневых.

Бесполое размножение осуществляется при помощи специальных образований, называемых с п о р а м и. Споры могут развиваться внутри специальных споровместилищ (эндогенно) или на концах особых выростов мицелия — к о н и д и е н о с ц а х (экзогенно).

У многих низших грибов бесполое размножение происходит при помощи подвижных зооспор, снабженных жгутиками и способных к самостоятельному движению в воде (рис. 4). Зооспоры развиваются в зооспорангиях. У других низших грибов споры лишены органов движения, образуются они в спорангиях, а сами споры называются с п о р а н г и о с п о р а м и. Спорангии сидят на особых, отличных от остальных, гифах — с п о р а н г и о н о с ц а х, поднимающихся кверху от субстрата, на котором они развились. Такое расположение спорангиев облегчает распространение спор токами воздуха, после того как они освобождаются от разрыва оболочки спорангиев.

Бесполое размножение при помощи к о н и д и й известно у сумчатых, базидиальных, несовершенных и немногих низших грибов, приспособленных к наземному существованию. Конидии одеты оболочкой, у них нет органов движения (жгутиков), распространяются они воздушными течениями, насекомыми, человеком. По воздуху конидии могут переноситься на большие расстояния. Есть сведения, что споры возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы переносились на 1000 *км* от источника массового их развития.

Конидии различаются по способу образования. Описание этого процесса и разных типов конидий дается в главе о несовершенных грибах. Образование их происходит на мицелии или в разного рода споровместилищах (ложе пикниды). При прорастании конидии дают ростковую трубку, а затем гифы.

Половое размножение состоит в слиянии мужских и женских половых г а м е т, в результате чего возникает з и г о т а. Гаметы эти гаплоидны, т. е. имеют половинный (непарный) набор хромосом. При образовании зиготы ядра сливаются, происходит удвоение числа хромосом и наступает диплоидная фаза с полным (парным) набором хромосом. У низших грибов половой процесс состоит в слиянии одинаковых и разных по размерам подвижных гамет (соответственно изо- и гетерогамия) или имеет место оогамный половой процесс. В последнем случае развиваются женские (о о г о н и и) и мужские (а н т е р и д и и) половые органы (рис. 5). В оогониях развивается несколько яйцеклеток или одна из них. Оплодотворение яйцеклетки происходит или сперматозоидами, или выростом (отрогом) антеридия, переливающим в ооге-

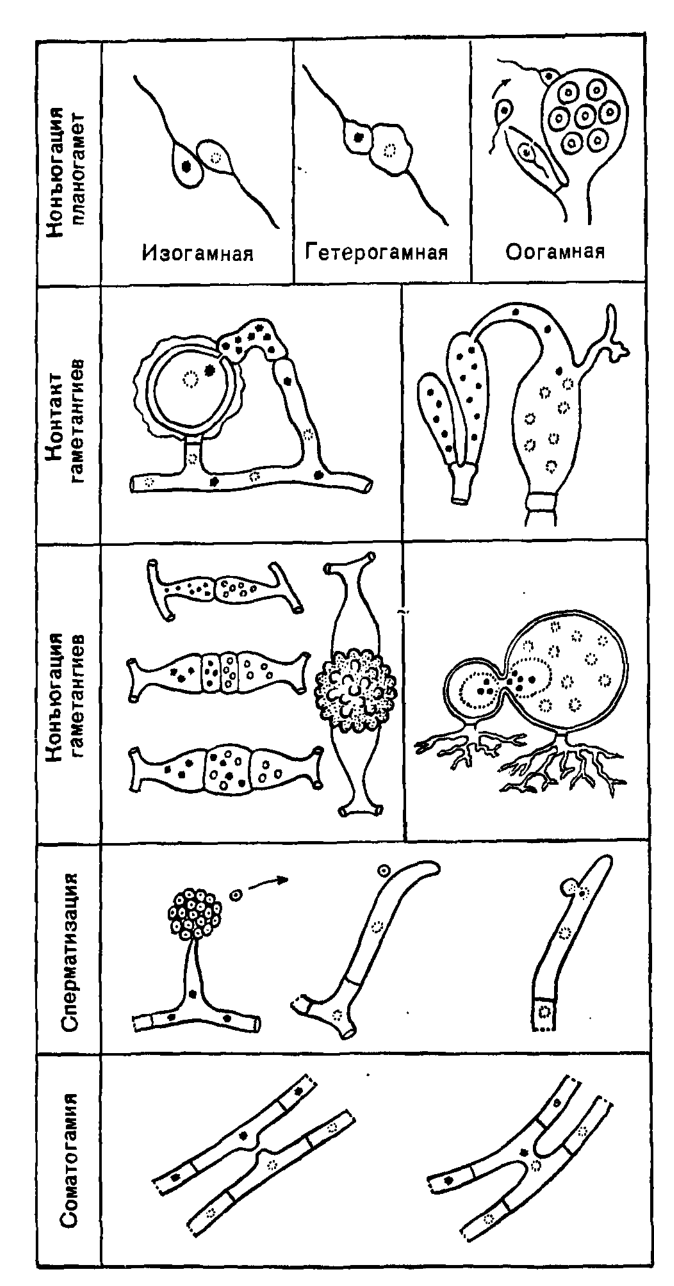


Рис. 5. Типы полового процесса у грибов.

ний свое содержимое. У низших грибов половой продукт (о о с п о р а) прорастает в спорангий со многими в нем спорами.

У грибов-зигомицетов половой процесс состоит в слиянии двух, чаще внешне не различимых клеток на концах мицелия (з и г о г а м и я). У многих из них сливаться могут лишь клетки, имеющие разные половые знаки, условно обозначаемые + или —, хотя внешне и одинаковые. Это явление названо г е т е р о т а л л и з м о м (раздельнополостью). Открыто оно было у мукоровых грибов, а в настоящее время известно у грибов из многих систематических групп.

У сумчатых грибов половой процесс состоит в оплодотворении выростом антеридия женского полового органа (а р х и к а р п а) с недифференцированным на яйцеклетки содержимым. Архикарп образован из а с к о г о н а и т р и х о г и н ы, через которую и переливается в аскогон содержимое антеридия. При этом мужские и женские ядра соединяются попарно (но не сливаются), образуя д и к а р и о н ы. После оплодотворения из аскогона развиваются выросты — а с к о г е н н ы е г и ф ы. На их концах после слияния ядер (к а р и о г а м и и) образуются с у м к и, или а с к и, и в них с у м к о с п о р ы, или а с к о с п о р ы. Перед образованием аскоспор происходит редукционное деление. Сумки тем или иным путем оказываются заключенными в плодовые тела — к л е й с т о т е ц и и, п е р и т е ц и и, а п о т е ц и и, п с е в д о т е ц и и. Половой процесс у сумчатых грибов может идти и иным путем, но всегда заканчивается образованием сумки (подробнее см. главу о сумчатых грибах, стр. 85).

Для базидиальных грибов характерен половой процесс, называемый с о м а т о г а м и я. Он состоит в слиянии двух клеток вегетативного мицелия. Половой продукт — б а з и д и я, на которой образуются 4 б а з и д и о с п о р ы, поровну с разными половыми знаками. Базидиоспоры гаплоидны, они дают начало гаплоидному мицелию, который недолговечен. Путем образования анастамозов между нитями мицелия или другим путем происходит слияние гаплоидных мицелиев и образование дикариотического мицелия, на котором происходит образование базидий с базидиоспорами.

У несовершенных грибов, а в некоторых случаях и у других половой процесс заменяется г е т е р о к а р и о з о м (р а з н о я д е р н о с т ь ю) и п а р а с е к с у а л ь н ы м п р о ц е с с о м. В первом случае при наличии в клетках нескольких часто генетически неоднородных ядер происходит переход их, ядер, из одного отрезка мицелия в другой путем образования анастамозов или слияния гиф (рис. 5). Однако слияния ядер при этом не происходит. Появление в клетках отсутствующих ранее ядер является основой адаптивной изменчивости.

Слияние ядер после перехода их в другую клетку называется п а р а с е к с у а л ь н ы м п р о ц е с с о м. Возникшие при этом диплоидные ядра способны размножаться, причем возможна митотическая рекомбинация и за счет этого перестройка генетического материала.

В отличие от вегетативного мицелия, имеющего весьма однообразное строение, типы спороношения у грибов характерно различаются.

Часто один и тот же гриб может иметь несколько спороношений: бесполые, которых иногда бывает несколько, и половые. Те и другие чередуются, следуя одно за другим. Наличие нескольких типов спороношений у одного и того же вида гриба называется плеоморфизмом. Если не знать связи между отдельными спороношениями, то каждое из них можно принять за самостоятельный вид гриба. Для определения систематического положения гриба основное значение имеет половое спороношение: у низших грибов — форма полового процесса, число жгутиков подвижной стадии; у высших грибов — характер образования плодовых тел, их форма, строение и т. д.

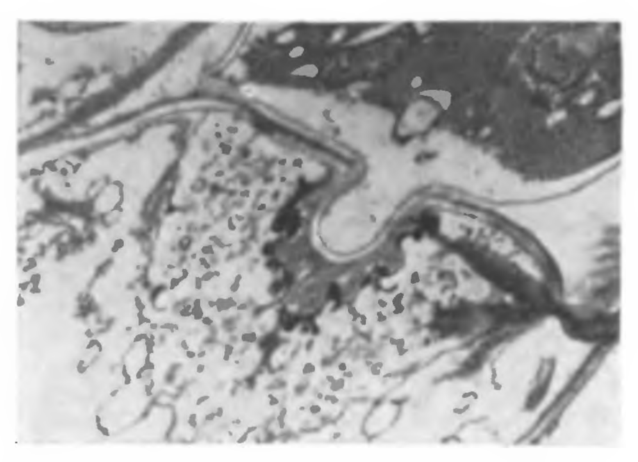


Рис. 6. Гаустория возбудителя фитофтороза картофеля, внедряющаяся в ткань листа.

СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ

В настоящее время грибы разделяют на следующие основные классы:

Хитридиомицеты (Chytridiomycetes). Мицелия не имеют, или мицелий у них зачаточный, слаборазвитый. Зооспоры и гаметы подвижные, одножгутиковые. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный.

Оомицеты (Oomycetes). Мицелий хорошо развитый, но неклеточный; зооспоры с двумя жгутиками (один гладкий, другой перистый). Половой процесс оогамный, половой продукт — ооспора.

Зигомицеты (Zygomycetes). Мицелий большей частью неклеточный. Спорангиоспоры (редко конидии) неподвижные. Половой процесс — зигогамия.

Сумчатые, или **аскомицеты** (Ascomycetes). Мицелий большей частью хорошо развитый, часто имеется сумчатая и конидиальная стадии. Половой процесс обычно гаметангиогамия, половой продукт — сумки.

Базидиомицеты (Basidiomycetes). Мицелий развитый, клеточный. Половой процесс — соматогамия, половой продукт — базидия.

Дейтеромицеты, или **несовершенные грибы** (Deuteromycetes). Мицелий развитый. Бесполое размножение конидиями, половой процесс неизвестен. Изменчивость грибов этого класса создается за счет гетерокариоза и парасексуального процесса.

Кроме указанных классов, имеются небольшие группы грибов с неясным систематическим положением, возводимые некоторыми учеными в ранг класса (например, трихомицеты).

Питание грибов происходит путем всасывания пищи поверхностью мицелия осмотическим путем. Для питания грибов-гетеротрофов необходимо готовое органическое вещество. Грибы, питающиеся мертвым органическим веществом, называют сапрофитами, а использующие для питания живые ткани — паразитами. Грибы, у которых преобладает сапрофитный способ питания, но при известных условиях способные также использовать для питания живые ткани, называют факультативными (необязательными) паразитами. Наоборот, грибы, у которых преобладает паразитный способ питания, но частично и не обязательно питающиеся сапрофитно, называют факультативными сапрофитами. Паразитные грибы часто распространяются в межклетниках высших растений, пуская в клетки особые присоски — гаустории (рис. 6). Эволюция паразитических свойств грибов шла в направлении от сапрофитизма к паразитизму.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Грибы широко распространены в природе на самых различных субстратах. В процессе приспособления к разным условиям жизни или использования для питания различных веществ или живых тканей образовались те или иные экологические группы грибов.

Весьма обширна группа почвенных грибов, основное местообитание которых — почва. Эти грибы участвуют в разложении (минерализации) органического вещества, образовании гумуса и т. п. Близко к ним примыкают грибы, разрушающие лесную подстилку: опавшие листья, хвою. К этой группе относятся шляпочные грибы — подстилочные сапрофиты и некоторые другие.

Многие почвенные гименомицеты — микоризообразователи. В группах почвенных грибов выделяются постоянные обитатели почвы — грибы, попадающие туда только в определенный период жизни (главным образом патогенные для животных и растений виды), и грибы —

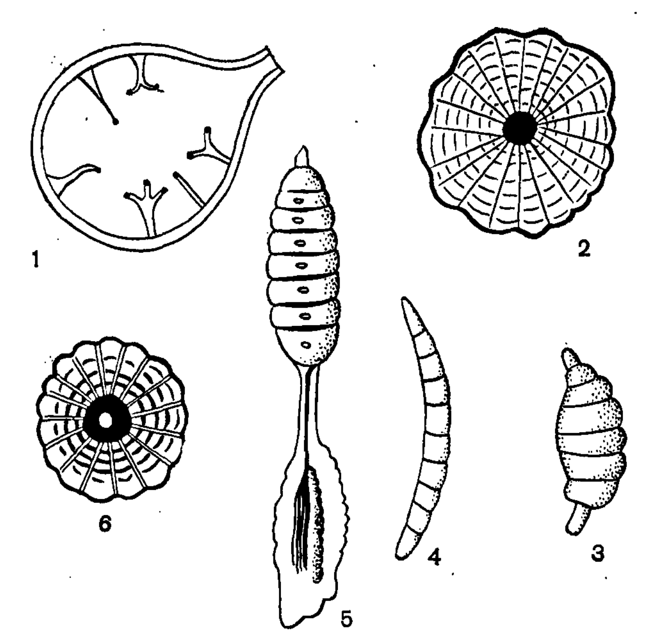


Рис. 7. Споры ископаемых грибов:

1 — близкого к сапролегниевым рода ризофагитес (Rhizophagites); *2* — сумчатый гриб фрагмотритес (Phragmotrites); *3* — близкий к роду коринеум (Corineum); *4* — сходный с грибами из рода гельминтоспорий (Helminthosporium); *5* — телейтоспоры ржавчинного гриба из рода фрагмидиум (Phragmidium); *6* — сумчатый гриб микротириацистис (Microtiriacystis).

ризосферы растений, живущие в зоне их корневой системы.

Хищные грибы могут жить как сапрофиты, но способные улавливать и питаться нематодами — мелкими круглыми червями.

К специализированным группам грибов, живущих в почве, относят копрофилы, обитающие на почвах, богатых перегноем (навозные кучи, места скопления помета животных и т. п.); кератинофилы, приуроченные к жизни на волосах, рогах, копытах животных.

Особую группу составляют ксилофиты — грибы, разлагающие древесину. Среди них различают разрушителей живой древесины и питающиеся мертвой древесиной (опавшие сучья, порубочные остатки и т. п.).

Характерна группа домовых грибов — разрушителей деревянных частей построек.

Известна группа водных грибов, среди которых можно выделить сапрофиты, живущие на растительных остатках, паразиты водных животных и растений, а также грибы, вызывающие обрастание деревянных частей судов, пристаней и т. п.

Грибы — паразиты растений и животных — четко выраженные группы. Среди паразитов растений можно различить микофильные грибы (паразитирующие на грибах), паразиты высших растений, водорослей. В процессе сопротивления паразитам возникла группа микоризных грибов-симбионтов, т. е. сожителей с разными видами высших растений. В какой-то мере к своеобразной экологической группе можно отнести грибы, входящие в состав лишайников.

Среди паразитов животных известны грибы, питающиеся только тканями насекомых (энтомофилы) и использующие для питания различные ткани теплокровных.

Существуют специфические экологические группы грибов, развивающихся на различных промышленных материалах (например, на металле) и изделиях и вызывающих их повреждения (биологические повреждения), а также грибов, живущих на бумаге и изделиях из нее (книги, рукописи и т. п.).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы имеют полифилетическое происхождение, т. е. разные их классы независимо произошли от разных бесцветных жгутиковых и безжгутиковых амебоидных флагеллят. Последние дали начало зигомицетам, из которых выводят сумчатые и базидиальные грибы. Предшественниками хитридиевых грибов, вероятно, были одножгутиковые флагелляты. Оомицеты по составу клеточной оболочки, двужгутиковым зооспорам (с одним перистым и другим голым жгутиком), характеру полового процесса стоят в стороне от остальных групп грибов. Происхождение их неясно. Возможно, они произошли от разножгутиковых водорослей за счет потери хлорофилла, в связи с переходом на паразитический способ питания или от каких-то неизвестных нам жгутиковых, имеющих близкие признаки.

Современные формы грибов появились очень давно. Во всяком случае, споры грибов, напоминающие некоторые современные виды, находят в отложениях древнейших геологических эпох. Так, в отложениях мезозоя (185—70 млн. лет назад) найдены остатки грибов, близких к сапролегниевым (рис. 7,*1*) и к несовершенным рода *диплодия* (Diplodia). В меловых отложениях (70 млн. лет от современной эпохи) найден сумчатый гриб Phragmothyrites locaenica, (рис. 7,*2*), а также споры грибов, близких к родам коринеум и гельминтоспориум (рис. 7, *3—4*). Споры, весьма схожие со спорами современных видов ржавчинных грибов из рода фрагмидиум (рис. 7,*5*), найдены в палеогене (70—20 млн. лет назад). Остатки грибов и отпечатки спор находят в толщах бурых углей, третичных углях и глинах в разных районах Советского Союза. На Чукотском полуострове в толще доледниковых отложений найдены остатки трутового гриба, близкого к современному виду Ganoderma applanata, широко распространенному в настоящее время на живых и мертвых стволах деревьев.

ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе, в разложении остатков животных и растений, попадающих в почву, образовании в почве органического вещества, повышении плодородия почвы.

Попадающие в почву органические остатки разлагаются наряду с бактериями и актиномицетами, почвенными микроскопическими грибами. Помимо повышения плодородия почв, разрушение органических остатков способствует очищению ее от зачатков патогенных организмов. Разложение лесной подстилки производится специальной группой шляпочных грибов — подстилочных сапрофитов. К ним относятся, например, многие говорушки, мицены, коллибии, маразмиусы и ряд других.

После осушения болот на лесной подстилке развивается разнообразная флора шляпочных сапрофитных грибов, производящих постепенную минерализацию лесной подстилки и разложение лежащих под ней слоев торфа. В конечном итоге это приводит к образованию на месте бывших торфяников весьма плодородных почв.

Грибы обычно довольно быстро заселяют древесные остатки в лесу и на порубках. Первыми поселяются деревоокрашивающие грибы, способные в дальнейшем разрушать древесину. Поэтому грибы являются важным звеном в сложном процессе разложения опавших сучьев и порубочной древесины.

Многие грибы обладают богатым ферментным аппаратом, а также образуют ряд физиологически активных веществ. Эти свойства грибов широко используются человеком. Ферменты ряда грибов применяются для различных целей: пектиназы — для осветления фруктовых соков; целлюлазы — для переработки сырья, грубых кормов, разрушения остатков бумажных отходов; протеазы — для гидролиза белков; амилазы — для гидролиза крахмала и т. д. Во Вьетнаме приготовляют соевые соусы при помощи ферментов некоторых плесневых грибов.

Одно из выдающихся достижений последнего времени — открытие антибиотиков. Первый антибиотик, получивший широкое применение в практике, был пенициллин — продукт жизнедеятельности одного из видов грибов-пенициллов. В медицине широко применяют препараты из склероциев спорыньи. При помощи гриба *черной плесени* (Aspergillus niger) в промышленном масштабе получают лимонную кислоту.

Грибы из рода фузариум продуцируют ростовое вещество — гиббереллин, получившее название от наименования сумчатой стадии их — гибберелла фуджикуроя. Обработка растений гиббереллинами повышает их продуктивность: увеличивается завязывание ягод винограда, ускоряется время зацветания декоративных растений, быстрее отрастает трава на газонах и т. п.

Некоторые грибы паразитируют на насекомых и на других грибах. Возможно подавление развития одних грибов другими за счет выделения ими специальных веществ. Из таких грибов созданы препараты, применяемые для уничтожения вредных насекомых (боверин, получивший название от гриба боверия, на основе которого он создан). Для борьбы с почвенными патогенами растений создан препарат триходермин, состоящий из спор и мицелия гриба триходерма и субстрата, на котором гриб выращивался (чаще всего торфа).

С XVI в. известен культ священных мексиканских грибов, как позднее было установлено, относящихся к роду псилоцибе, их опьяняющее и наркотическое действие. Съеденные человеком грибы в сыром виде вызывают галлюцинации, сопровождающиеся веселостью, возбуждением, фантастическими видениями. Грибы из рода псилоцибе выращены в лаборатории, и из них выделено вещество псилоцибин, вызывающее указанные явления. Вещество это сейчас синтезировано и применяется в психотерапии. Оказалось, что галлюциогены содержатся и в других грибах (красный мухомор, рожки спорыньи и др.).

Всем хорошо известно, что шляпочные грибы население широко использует как продукты питания, а некоторые из них человек специально разводит (стр. 285). Во многих странах разводят шампиньон, в некоторых странах Западной Европы — летний опенок, в странах Юго-Восточной Азии—вольвариеллу (травяной шампиньон). Сказанным выше не ограничивается польза от грибов.

Однако не все грибы приносят пользу. Многие из них весьма вредны (табл. 3). Из таковых наиболее известны грибы — паразиты растений, потеря урожая и порча сельскохозяйственной продукции от которых настолько велики, что борьбой с ними занимаются специальные государственные учреждения, а с некоторыми — международные организации. Наука, изучающая болезни растений, вызываемые грибами и другими организмами, называется фитопатология. О многих грибах, вызывающих болезни растений, рассказывается в настоящей книге.

Большой вред грибы наносят лесному хозяйству, поражая как растущие деревья, так и деловую древесину. По данным чешского миколога В. Рипачека, древоразрушающие грибы в среднем уничтожают 10—30% заготовляемой древесины. Грибы разрушают

деревянные постройки, деревянные части других строений (домовые грибы), шпалы, фанеру (табл. 3).

Грибы портят смазочные масла и другие нефтепродукты, оптические изделия, лакокрасочные покрытия, вызывают коррозию металлов. Грибы разрушают книги, используя для питания клей, ткани, бумагу, кожу, краски, нитки, т. е. все вещества, составляющие книгу. Известна порча грибами произведений искусства, у которых они разрушают слой красок, грунтовое покрытие, в связи с чем разрыхляется и отслаивается красочный слой (табл. 4).

Многие грибы вредят здоровью людей и животных. Известны грибы — возбудители накожных заболеваний, волосяных покровов, ногтей (стригущий лишай, парша, разного рода дерматиты). Грибы поражают легкие, особенно у молодняка птиц (аспергиллез птиц), в ряде случаев являются причиной хронического гайморита, заболеваний глаз человека, различных болезней рыб и т. п.

Очень вредоносны микотоксикозы — заболевания человека и животных, связанные с отравлением пищевых продуктов и кормов токсинами (ядами) грибов. Употребление в пищу зерна, отравленного токсинами грибов фузариев, является причиной таких заболеваний людей, как септическая ангина и уровская болезнь (связанная с нарушением нормального роста костей у детей). Использование в 30-х годах для кормления лошадей сена и соломы, на которых развивался гриб Stachybotrys alternans, вызвало массовое заболевание и большую гибель лошадей. Болезнь эта получила название стахиботриотоксикоз (по имени гриба — ее возбудителя).

Очень опасна вредоносная деятельность грибов в книгохранилищах и музеях. Л. А. Белякова указывает, что различных грибов, вредящих в книгохранилищах, насчитывают до 200 видов. Они способны в течение трех месяцев разрушить от 10 до 60% волокон бумаги. Известны случаи, когда в результате деятельности грибов прочность бумаги снижалась до 50%. Все это может привести к разрушению весьма ценных книг.

Для борьбы с повреждением книг грибами проводят специальные мероприятия: организуют правильный режим хранения, используют дезинфицирующие вещества, которые входят в состав клея, и т. д.

Для борьбы с грибами, вредящими в музеях произведениям искусства, используют специальные химические средства, которыми обрабатывают как сами экспонаты, так и тару, в которой их перевозят и хранят.

КЛАСС ХИТРИДИОМИЦЕТЫ (CHYTRIDIOMYCETES)

У грибов класса хитридиомицетов вегетативное тело представляет собой или плазмодий, или очень слабо развитый мицелий (р и з о м и ц е л и й). Им свойственно бесполое размножение зооспорами с одним задним жгутиком. Половой процесс разнообразен (и з о г а м и я, г е т е р о г а м и я, о о г а м и я, х о л о г а м и я). В классе 3 порядка: хитридиевые, бластокладиевые и моноблефаридовые.

ПОРЯДОК ХИТРИДИЕВЫЕ (CHYTRIDIALES)

Эти микроскопически малые грибы — самые простые по степени развития своего вегетативного тела, представленного или голой плазменной массой, или дифференцированного на основную овальную, округлую или цилиндрическую клетку и зачаточный тонкий мицелий. При этом, по всей вероятности, они не вторично упрощены вследствие того, что большинство из них — внутриклеточные паразиты растений и животных, а сохранили некоторые черты организации своих предполагаемых предков — жгутиковых. Об этом свидетельствует прежде всего наличие жгутиковой стадии в их развитии — зооспор и гамет, имеющих один гладкий, бичеобразный жгутик, прикрепленный на заднем конце и направленный назад, а также их теснейшая связь с водной средой обитания.

Большинство хитридиевых грибов — паразиты пресноводных и морских водорослей, водных грибов, высших водных растений и животных, обитающих в воде. Значительно меньшая часть развивается сапрофитно на растительных остатках и трупах животных. Многие представители этого порядка паразитируют на высших наземных растениях, однако их успешное развитие происходит только при сильном и даже избыточном увлажнении почвы.

На первых этапах истории изучения хитридиевых грибов (середина XIX в.) их зооспоры еще нередко принимали за клетки, служащие для размножения тех водных организмов, на которых они паразитировали или к которым прикреплялись, либо за зооспоры десмидиевых водорослей, либо за сперматозоиды сапролегниевых грибов и т. п. К концу XIX в. истинная природа разнообразных представителей этой группы была уже установлена, у многих из них была прослежена и тщательно описана история развития (о н т о г е н е з).

На современном этапе изучения хитридиевых замечается возрастание интереса к этой группе грибов, поскольку расширились возможности культивирования многих из них и экспериментирования с ними, в частности изучения их физиологических свойств. Стала очевидной их роль в изменении биологической продуктивности водоемов, так как многие морские формы вызывают эпидемии водорослей, особенно диатомовых. Описаны случаи поражения морской диатомеи из рода *ликмофора* (Licmophora), приводящие к гибели 50—90% всей популяции.

Особенно большое практическое значение имеют некоторые формы, паразитирующие на наземных высших растениях. Среди них хорошо изучены виды рода *ольпидиум* (Olpidium), например Olpidium brassicae, вызывающий «черную ножку» капустной рассады (табл. 5). Зооспора этого гриба, имеющая длинный гладкий жгутик, прикрепленный сзади, при попадании

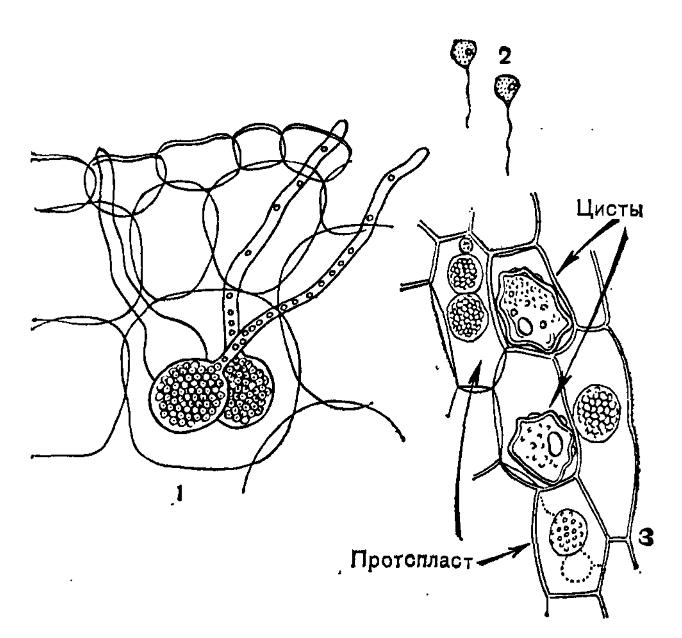


Рис. 8. Возбудитель «черной ножки» капусты (Olpidium brassicae):

1 — зооспорангии в клетке хозяина; 2 — зооспоры; 3 — протопласты и покоящиеся споры паразита в клетках хозяина.

на поверхность корня одевается оболочкой, растворяет покровы хозяина и переливает свое содержимое в его эпидермальную клетку. Затем паразит может проникать и в более глубоко расположенные клетки первичной коры. Протопласт паразита в клетке хозяина долгое время не одевается оболочкой. Ядро его многократно делится, и он становится многоядерным, а затем одевается оболочкой и превращается целиком в зооспорангий. Последний образует длинное горлышко, прободающее перегородки клеток хозяина и высовывающееся наружу. Через него и выходят образующиеся в зооспорангии зооспоры, которые производят новые заражения. Такой цикл развития занимает всего несколько дней и может неоднократно повторяться.

При задержке прорастания зооспорангиев выходящие из них зооспоры могут попарно сливаться, т. е. ведут себя как гаметы. При этом половой процесс происходит между зооспорами из разных зооспорангиев (гетероталлизм). Двужгутиковая зигота плавает некоторое время, затем садится на поверхность клетки хозяина, покрывается оболочкой и заражает растение таким же образом, как и зооспора. Но в этом случае протопласт паразита, разрастаясь некоторое время внутри клетки хозяина, одевается толстой звездчатой оболочкой и превращается в покоящееся образование — цисту, прорастающую многочисленными зооспорами лишь после периода покоя (рис. 8). Заражение растений происходит обычно после появления семядолей или первых листьев, главным образом в парниках, в случае избыточной влажности. Стебель пораженного растения темнеет, становится тоньше, нередко загнивает. Растение поникает и обычно гибнет.

Основные меры борьбы с «черной ножкой» заключаются в том, чтобы не допускать излишней загущенности посева и избыточной влажности почвы, обеспечивать необходимую вентиляцию воздуха в парниках. При появлении болезни можно насыпать на почву слой мелкого чистого песка толщиной 2—4 *см*, чтобы выше места поражения могли развиваться придаточные корни, применяют также дезинфекцию почвы формалином, кипятком и т. п., используют плодосмен.

Недавно стало известно, что зооспоры ольпидиума переносят болезнетворные вирусы, вызывающие заболевание растений.

Практическое значение имеют также грибы рода ольпидиум, заражающие корни табака, клевера, горошка, льна, люцерны и некоторых других растений. У зооспор O. trifolii, O. viciae обнаружен положительный хемотаксис, т. е. движение по направлению к выделениям корней их растений-хозяев.

В настоящее время известно более 20 видов рода ольпидиума. Их морфологические признаки очень сходны, поэтому чаще всего их различают по тому субстрату, на котором они развиваются. Возможно, многие из них представляют собой физиологические формы или расы O. brassicae (или других видов).

Растения-хозяева грибов этого рода очень разнообразны. Они встречаются на водорослях (O. endogenum, O. entophytum), водных грибах (O. allomycetos, O. rhizophlyctidis), беспозвоночных животных (O. rotiferum, O. nematodeae).

Другой род хитридиевых грибов, имеющий особо важное практическое значение,— *синхитриум* (Synchytrium). Основное его отличие от предыдущего рода заключается в том, что в цикле развития видов этого рода вместо одного зооспорангия развивается от пяти до девяти, скученных вместе (сорус).

Круг хозяев синхитриума очень широк, но все они относятся к высшим наземным растениям. В большинстве случаев при поражении синхитриумом на листьях, черешках, стеблях пораженных растений развиваются небольшие черные или коричневые бородавочки — галлы, представляющие собой вздутия клеток эпидермиса, внутри которых находится паразит.

Важнейший вид рода — Synchytrium endobioticum — причина рака картофеля: вызывает появление на клубнях бугристых наростов или опухолей, напоминающих губку или молодую цветную капусту. Образование раковых наростов начинается чаще всего с глазков клубней.

По мере разрастания они увеличиваются в размерах, нередко значительно превышая величину самих клубней, постепенно буреют, чернеют и разрушаются (табл. 5).

Опухоль образуется после того, как зооспора садится на молодой клубень и переливает в клетку его эпидермиса свое содержимое; под воздействием паразита эта клетка разрастается, а соседние клетки эпидермиса и мякоти клубня начинают усиленно делиться, причем оболочки их одревесневают.

Паразит внутри клетки увеличивается в размерах, затем одевается двухслойной оболочкой и превращается в так называемую *летнюю цисту*. Вскоре она прорастает, образуя в выросте или в пузыре, выходящем из нее, сорус из 5—7 или даже 9 зооспорангиев, в каждом из которых содержится около 300 зооспор. От давления разрастающихся соседних клеток зооспорангии выдавливаются из пузыря, а затем и из разрушающихся тканей клубня, зооспоры освобождаются и могут, в свою очередь, заражать другие клетки клубня и другие клубни.

В течение лета образование зооспор может происходить неоднократно. Осенью в клубнях образуются покоящиеся цисты с толстыми одревесневшими оболочками. Они зимуют в клубнях и могут очень долго сохраняться в почве (до 20 лет) и при благоприятных условиях прорастают, образуя зооспоры (без соруса).

Кроме опухолей, известны и другие формы рака, например листовидная, при которой сильно разрастаются глазковые чешуйки клубня в виде скопления уродливых мясистых листочков. Паршеобразная форма рака характерна развитием на поверхности клубня язвочек и корочек. Гофрированная форма отличается сильно сморщенными клубнями.

Недобор урожая в результате развития рака может достигать 40—60%. Иногда раком поражаются столоны. Тогда клубни могут совсем не образоваться.

Искусственно можно заразить и другие растения из того же семейства пасленовых: некоторые сорта томатов, белену, черный паслен, сладко-горький паслен и др. Возможно, что и в природных условиях различные виды семейства пасленовых могут быть растениями — хозяевами возбудителя рака картофеля.

Впервые рак был описан в Венгрии в 1896 г., однако настоящая родина паразита еще неизвестна. Вскоре заболевание быстро распространилось по всей Западной Европе, а в 1918 г. и в США. В настоящее время оно встречается в Европе (повсеместно), в Северной и Южной Америке, Японии, Южной Африке. В нашей стране благодаря хорошей карантинной службе рак долго не появлялся. В 1939—1940 гг. в связи с присоединением к СССР западных областей Украины и Белоруссии отдельные очаги заболевания оказались и на территории нашей страны. Позднее болезнь продвинулась дальше на восток.

В настоящее время в Европе насчитывается 7 физиологических рас возбудителя рака картофеля, поражающих устойчивые сорта. Особенно вредоносна так называемая Тюрингская раса, обнаруженная в Германии в 1941 г.

Основная мера борьбы с раком картофеля — выведение устойчивых сортов. Это мероприятие успешно осуществляется, так как устойчивость к раку встречается у диких и у культурных видов и представляет собой доминантный признак. В настоящее время имеется много сортов картофеля, устойчивых к раку (к наиболее распространенным расам паразита): Берлихинген, Остботе, Кобблер, Имандра, Веселовский, Агрономический, Трудовой, Звеньевой, Катюша, Темп, Разваристый, Фитофтороустойчивый и др. К Тюрингской расе устойчивы немногие сорта: Октябренок, Камераз № 1.

Другая мера борьбы — обеззараживание почвы. Обычно это производят нитрафеном (2—2,5%-ный раствор при норме расхода 20 *л* на 1 *м*^{3}) или хлорпикрином (0,3—0,5 *кг* на 1 *м*^{3}), для чего в настоящее время имеются специальные машины. Применяют также севооборот (пропашные культуры, содержание почвы под черным паром).

Есть данные о том, что можно стимулировать прорастание долго сохраняющихся в почве цист паразита с тем расчетом, чтобы потом обеззаразить почву. Для этого в почву вносят зеленые удобрения (люпин, клевер), органические удобрения (особенно птичий помет).

В природе широко распространены и другие грибы рода синхитриум: в средней полосе европейской части СССР S. mercurialis — на пролеске, S. anemones — на ветренице; в Крыму и на Кавказе S. taraxaci — на одуванчике. Эти виды образуют, как уже говорилось, мелкие коричневые бородавочки на поверхности листьев и стеблей пораженных растений. У первых двух видов известны только толстостенные цисты, прорастающие пузыревидным выростом, образующим сорус зооспорангиев, а у S. taraxaci — и летние и зимние цисты. Летние цисты формируют внутри сорус зооспорангиев (без пузыревидного выроста), а зимние — прорастают прямо зооспорами.

Некоторые грибы из рода синхитриум отличаются чрезвычайно широким кругом хозяев. Так, S. macrosporum в США (штат Техас) способен заражать 767 видов растений из 509 родов, относящихся к 141 семейству!

Более высокоразвиты по сравнению с представителями родов ольпидиум и синхитриум

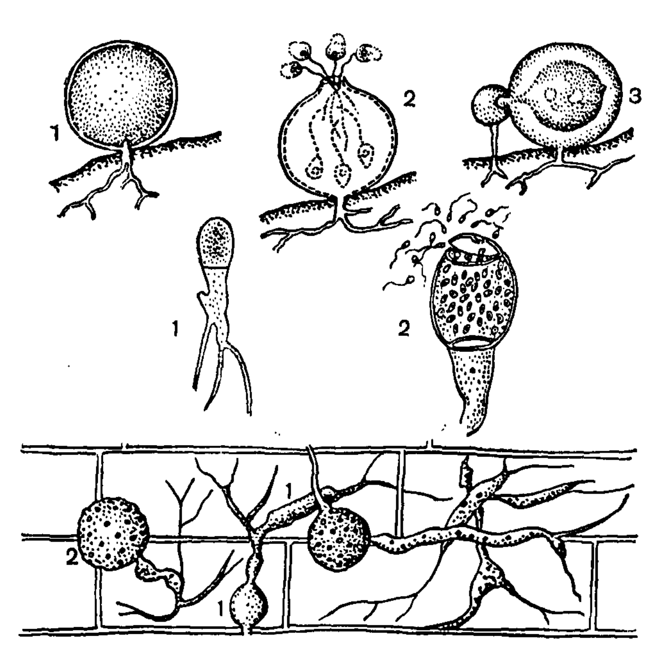


Рис. 9. Хитридиевые.

Вверху — ризофидиум (Rhizophydium); 1 — таллом с ризоидами на клетке водоросли; 2 — зооспорангий и выход спор; 3 — половой процесс. В середине — макрохитриум (Macrochytrium): 1 — таллом с ризоидами; 2 — выход зооспор. Внизу — кладохитриум (Cladochytrium): 1 — таллом с собирательными клетками; 2 — таллом с зооспорангиями.

в отношении строения вегетативного тела — представители некоторых других родов, например *ризофидиум* (Rhizophydium), живущие как сапрофиты или паразиты на разнообразных растительных и животных субстратах (рис. 9). По количеству видов (более 100) это наиболее крупный род хитридиевых грибов. Некоторые виды его имеют большое практическое значение, например R. planctonicum, паразитирующий на планктонной диатомовой водоросли *астериoнелла* (Asterionella formosa). В результате массовых поражений, вызванных этим грибом, уменьшается общее количество колоний этой водоросли и количество клеток в пораженной колонии.

Жизненный цикл представителей ризофидиум можно рассмотреть на примере хорошо изученного вида R. couchii, паразитирующего на видах водоросли спирогира. Зооспоры этого гриба садятся на поверхность нити спирогиры, покрываются оболочкой и впускают внутрь клетки тонкие ветвящиеся нити ризомицелия. В пораженной клетке нити спирогиры исчезают пиреноиды, гидролизуется крахмал, цитоплазматическая мембрана с хлоропластами сжимается, отстает от стенок и концентрируется вокруг внедрившегося в клетку ризомицелия. Тело бывшей зооспоры увеличивается в размерах, и, когда все содержимое клетки спирогиры оказывается разрушенным и потребленным, оно превращается в зооспорангий. При половом процессе два незрелых таллома (один из которых больше, а другой — меньше), сидящих рядом, функционируют как гаметангии и сливаются, образуя в большем из них покоящуюся клетку (см. рис. 9).

В ходе эволюции хитридиевых грибов ризомицелий становится все более и более развитым. У некоторых форм, например у паразита особей водоросли эвглены — *полифагуса* (Polyphagus euglenae),— он разрастается на большом протяжении от округлого тела, бывшей зооспоры, и может захватывать более 50 эвглен своими ответвлениями. Концы ризомицелия внедряются в поражаемые клетки (рис. 10). Интересно, что зооспоры Polyphagus euglenae направляются к скоплениям эвглен не без участия находящейся вблизи ядра зооспоры золотистой капельки — **глобулы**, являющейся, по-видимому, **фоторецептором**.

При бесполом размножении из разросшейся бывшей зооспоры, одетой оболочкой, вырастает удлиненный мешковидный зооспорангий до 275 *мкм* длиной, в котором формируется несколько сотен зооспор.

При недостатке пищи наступает половой процесс. Из меньшего экземпляра (по-видимому, мужского) по направлению к большему (женскому) тянется длинный вырост, вздувающийся на конце в удлиненный пузырь с шиповатой оболочкой (рис. 10). В этот пузырь и переходит содержимое мужской и женской особей. Зигота отделяется перегородками и превращается в покоящуюся спору. Весь процесс длится около 12 *ч*. Зигота прорастает обычно только через несколько месяцев, образуя мешковидный зооспорангий (рис. 10).

Вегетативное тело одного из хитридиевых грибов — *макрохитриума* (Macrochytrium botrydioides) — уже достигает значительных размеров. Этот сапрофит развивается в воде на загнивающих плодах и ветвях в европейских странах и в США. Обычно такой субстрат быстро покрывается другими грибами и бактериями, поэтому зооспора Macrochytrium botrydioides, приплыв к субстрату и осевши на него, некоторое время ползает амебообразно, по-видимому, в поисках места, удобного для прикрепления («свободного»). Наконец она останавливается, одевается оболочкой и дифференцируется на короткую, сравнительно толстую центральную ось и ветвящиеся ризоиды, отходящие от ее основания. Сбоку, близ вершины главной оси, начинает развиваться боковая ветвь, берущая начало от маленькой клетки, отделяющейся от основной клетки изогнутой перегородкой, вроде линзы или часового стеклышка. Эта боковая ветвь в дальнейшем сдвигает в сторону верхушку главной оси, сама сильно раздувается на конце и образует

здесь огромный зооспорангий, одетый толстой гладкой оболочкой, видимый простым глазом. Длина его достигает почти 1 *мм*, а ширина — 0,75 *мм*! На вершине зооспорангия образуется крышечка, которая откидывается, и содержимое медленно выходит наружу, одетое тонкой оболочкой. Когда оно достигнет размеров половины зооспорангия, эта оболочка разрывается и освобождает около тысячи зооспор с одним задним жгутиком (рис. 9).

Половой процесс и покоящаяся стадия у макрохитриума неизвестны.

У некоторых хитридиевых грибов, паразитирующих на высших растениях, по длине ризомицелия имеются местные расширения, состоящие из одной или нескольких клеток с одним ядром в каждой, так называемые собирательные клетки. Они образуются таким образом: зооспора на подходящем субстрате одевается оболочкой и прорастает в ткань хозяина, образуя гифу ризомицелия, которая вздувается на конце. В это вздутие и переходит ядро зооспоры, делится там, и между двумя ядрами во вздутии образуется перегородка. Гифа начинает расти дальше, и в нее переходит ядро дистальной клетки. На конце гифа опять вздувается и т. д. Обычно эти вздутия (или собирательные клетки) отделяются от гиф перегородками. Каждая собирательная клетка может развиваться в гифу мицелия или превращаться в зооспорангий, выпускающий зооспоры через длинную шейку, выставляющуюся наружу, или образовать на коротком выросте толстостенную покоящуюся цисту.

Такое хорошо развитое вегетативное тело дает возможность довольно широкого захвата тканей хозяина, простираясь на значительное число клеток. Это характерно, например, для Cladochytrium tenue, паразитирующего на листьях и стеблях ирисов, аира, частухи, манника и других болотных и водных растений (рис. 9).

Половой процесс и покоящиеся цисты у этого и некоторых других грибов рода кладохитриум неизвестны.

Для рода *физодерма* (Physoderma), разнообразные представители которого паразитируют на болотных, а некоторые — на сухопутных растениях, характерно не только наличие собирательных клеток на ризомицелии, но и смена поколений. Цикл развития хорошо изучен у Physoderma lycopi — паразита, образующего бородавки на надземных частях Lycopus americanus. Когда зооспора этого гриба попадает на поверхность листьев или стеблей растения-хозяина, она одевается оболочкой, образует ризомицелий в клетке эпидермиса и вскоре превращается в гаметангий. Гаметы из разных гаметангиев (внешне такие же, как зооспоры) попарно сливаются и образуют зиготу, внедряющуюся в ткани растения-хозяина и разрастающуюся там в ризомицелий с собирательными клетками. На коротких выростах собирательных клеток в конце концов развиваются многоядерные толстостенные цисты, которые, после периода покоя и разрушения не только гиф паразита, но и ткани растения-хозяина, прорастают. При этом верхняя часть оболочки цисты — крышечка — отскакивает,

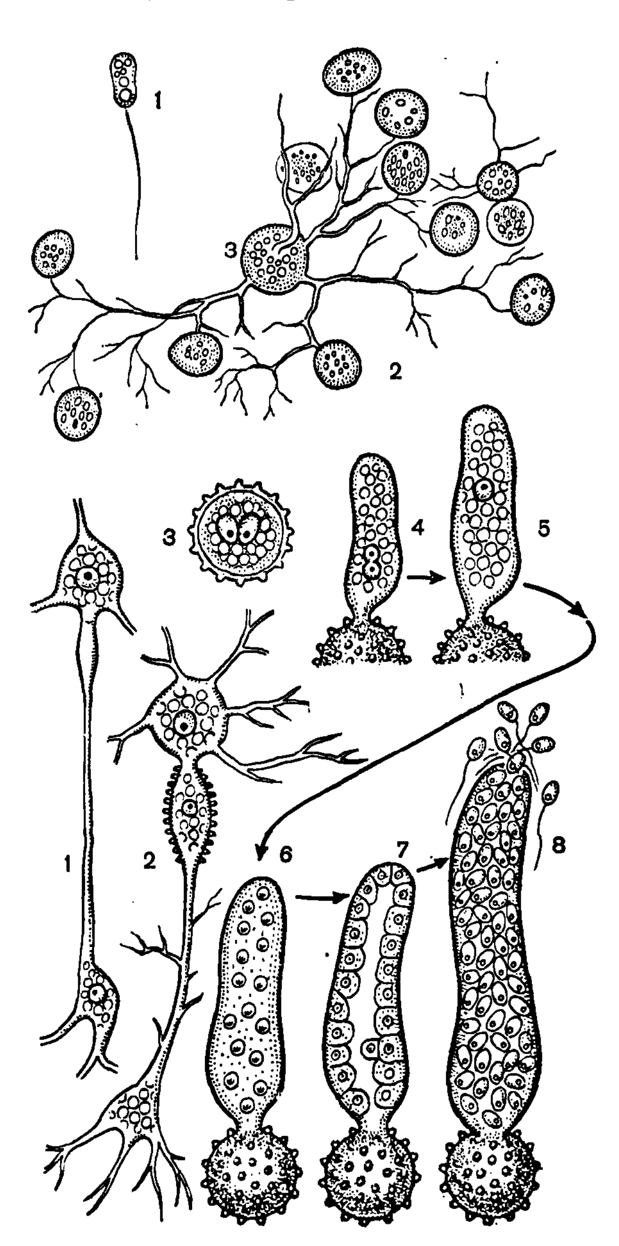


Рис. 10. Гриб полифагус эвгленовый (Polyphagus euglenae):

Вверху: *1* — зооспора; *2* — ризомицелий, внедрившийся в эвглен; *3* — тело бывшей зооспоры. Внизу — половой процесс: *1—2* — слияние мужской (меньшей) и женской (большей) особей; *3* — зигота; *4—8* — прорастание зиготы с образованием зооспорангия.

а содержимое выходит наружу в виде тонкостенного пузыря, выпускающего зооспоры. И они вновь вырастают в эфемерные гаметангии.

Из рода физодерма особенно интересен гриб Physoderma zeae maydis на кукурузе (табл. 5). Он был известен в жарких, тропических странах, первоначально в Индии, откуда, по-видимому, был завезен в Северную Америку и распространился на юге США. В 1935 г. он был обнаружен на Кавказе, в окрестностях города Поти. Этот гриб поражает листья и листовые влагалища кукурузы, вызывая их отмирание. На пораженных участках хорошо заметны ярко-зеленые пятна с черными язвочками, окруженные разлитыми крупными зонами красного (от антоциана) цвета. В их черных тканях содержится масса бурых крупных цист, очень похожих на споры головневых грибов. При прорастании крышечка цисты отскакивает и зооспоры освобождаются, как описывалось выше (табл. 5).

В природе зрелые цисты прорастают обычно в воде, скапливающейся на листьях и особенно в пазухах листьев кукурузы. При разрезе через пораженную ткань в клетках хорошо видны ризомицелий и собирательные клетки. Предполагали, что у этого вида имеются только цисты. Однако было доказано, что можно получить и наружные гаметангии, помещая зооспоры в висячие капли на листья.

Некоторые микологи выделяют из рода *физодерма* род *урофликтис* (Urophlyctis), на цистах которого образуется венчик позднее отваливающихся ветвистых нитей, а цисты прорастают, образуя не один, а сорус зооспорангиев. К этому роду относятся, в частности, встречающийся в СССР U. pulposum — паразит на лебедовых, а также U. leproides, образующий объемистые наросты на корнеплодах свеклы, U. alfalfae, вызывающий появление галлов на молодых побегах люцерны. Оба последних вида распространены в США, а в СССР не встречаются.

В природе существуют формы, сходные с хитридиевыми, подвижные стадии которых имеют передний перистый жгутик. Это гифохитриевые грибы (Hyphochytriales),которые в настоящее время выделяют в самостоятельный класс.

Интересно, что общее направление эволюционного процесса в пределах гифохитриевых параллельно ходу эволюции хитридиевых, а именно: от видов с плазмодиальными телами к видам с ризомицелием. Среди них имеются как сапрофиты, так и паразиты, главным образом пресноводных и морских водорослей, водных грибов и беспозвоночных животных. Можно указать на *гифохитриум* (Hyphochytrium peniliae), вызывающий массовую гибель планктонного рачка Penilia avirostris.

ПОРЯДОК БЛАСТОКЛАДИЕВЫЕ (BLASTOCLADIALES)

Бластокладиевые грибы живут главным образом в пресных водоемах как сапрофиты на погруженных в воду трупах животных или на растительных субстратах, образуя на них пушок до 1 *см* и более в длину. Некоторые обитают во влажной почве. Немногие паразитируют на беспозвоночных животных или на других низших грибах.

Строение вегетативного тела, или таллома, представителей этой группы грибов варьирует по степени сложности от простого, почти плазмодиального, до хорошо развитого мицелия.

Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор с одним волочащимся сзади жгутиком. Половое размножение представляет собой слияние подвижных гамет или одинаковых по величине и строению (изогамия), или различных (гетерогамия), образующихся в гаметангиях. При этом подвижные клетки (зооспоры, гаметы) бластокладиевых отличаются от зооспор и гамет других грибов тем, что они более активно движутся, а также наличием хорошо заметной ядерной шапочки, состоящей из массы РНК (см. рис. 4).

У подавляющего большинства имеется чередование поколений — спорофита и гаметофита, одинаковых по форме, но иногда различных по величине. На спорофите образуются зооспорангии с диплоидными зооспорами, дающие новые поколения спорофитов. Кроме того, спорофит образует еще и цисты, или покоящиеся споры (по одной в клетке). Они имеют толстую бурую оболочку. При прорастании, сопровождающемся редукционным делением, из нее выходят гаплоидные зооспоры. После периода активного движения они останавливаются, одеваются оболочкой и вырастают в гаметофиты с гаметангиями. Гаметы, выходящие из гаметангиев, похожи на зооспоры, но мельче их. Они, как было сказано выше, или одинаковы, или различаются по величине, у некоторых и по окраске, и степени подвижности. Зигота, образующаяся в результате слияния гамет, дает начало спорофиту.

Самое простое строение характерно для грибов рода *целомомицес* (Coelomomyces). Все они — облигатные паразиты, поселяющиеся в полости тела личинок москитов. Такой образ жизни наложил определенный отпечаток на строение их вегетативного тела. Несмотря на то что оно достигает достаточного развития, дихотомически или неправильно ветвится, оно не имеет четко выраженной оболочки и ризоидов. По-видимому, таллом воспринимает питательные вещества из клетки, в которой он поселился,

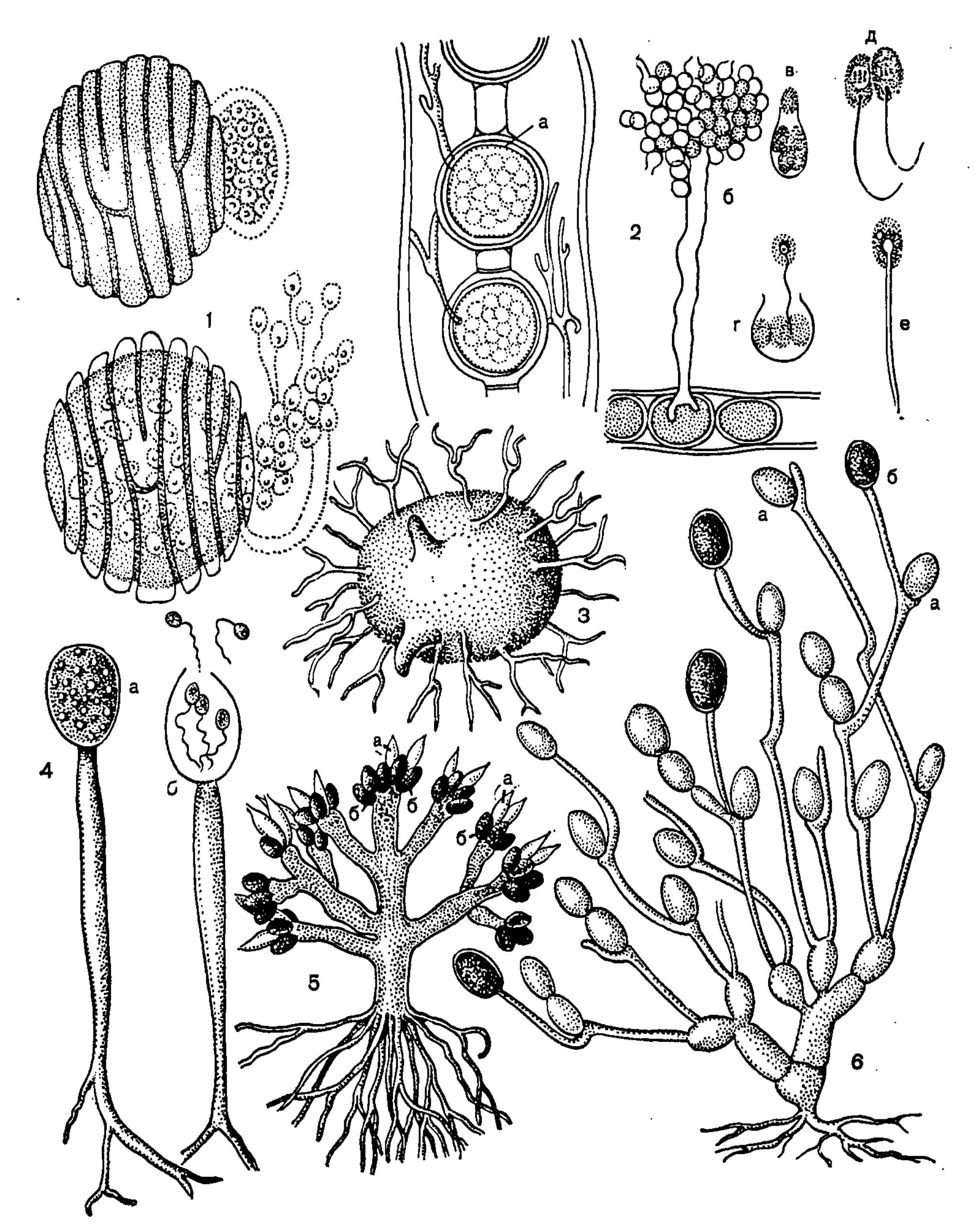


Рис. 11. Бластокладиевые:

1 — целомомицес (Coelomomyces): покоящиеся зооспорангии с зооспорами; *2* — катенария алломицис (Catenaria allomycis): *а* — покоящиеся споры и ризомицелий в гифе гриба алломицеса (Allomyces), *б* — прорастающая покоящаяся спора с цистами у отверстия выводной трубки, *в*, *г* — выход гамет, *д*, *е* — слияние гамет; *3*, *4* — бластокладиелла (Blastocladiella), талломы двух видов: *а* — незрелый спорангий, *б* — выход зооспор; *5* — бластокладия (Blastocladia): общий вид таллома с зооспорангиями (*а*) и цистами (*б*); *6* — алломицес: общий вид таллома с зооспорангиями (*а*) и цистами (*б*).

всей своей поверхностью. В определенный момент развития весь таллом преобразуется в толстостенные покоящиеся спорангии, которые прорастают, образуя зооспоры (рис. 11). При этом оболочка покоящегося спорангия растрескивается по вполне определенному месту.

К сожалению, многое в истории развития этих грибов еще неизвестно: в частности, как происходит заражение личинок москитов, имеется ли у грибов этого рода строгая специализация, есть ли смена поколений и т. д. Однако уже обнаружено много интересных фактов, свидетельствующих об их большой экологической приспособленности. Например, известно, что толстостенные споры целомомицеса, паразитирующего на личинках москитов, яйца которых приспособлены к перенесе-

нию периодов засухи, так же способны длительно сохранять жизнеспособность. Для их успешного прорастания даже требуется предварительное высушивание. Покоящиеся спорангии других видов, хозяева которых развиваются только при постоянном наличии влаги, могут совсем не прорасти, если их подвергнуть высушиванию.

Виды рода целомомицес, которых в настоящее время известно уже более 20, интересны не только своей биологией, но и как объект использования их в биологической борьбе, так как некоторые грибы (например, C. punctatus) паразитируют на личинках малярийного комара.

Грибы более морфологически высокоразвитого рода *катенария* (Catenaria) паразитируют на коловратках и других мелких беспозвоночных животных, на яйцах микроскопических червей, на некоторых грибах или развиваются сапрофитно на растительных или животных остатках. Они характеризуются трубчатым ветвящимся или неветвящимся талломом, уже одетым оболочкой из хитина и имеющим ризоиды, погруженные в субстрат. У них имеется смена поколений. При образовании из таллома зооспорангиев он разделяется перегородками, причем между зооспорангиями, часто располагающимися в ряд, имеются узкие перемычки (рис. 11). Зооспорангии образуют шейки для выхода зооспор. Цисты формируются чаще всего внутри сегментов гиф. Они отличаются утолщенными светло-коричневыми оболочками и при прорастании образуют также шейку, через которую освобождаются зооспоры. Зооспоры или прямо вырастают в новое бесполое растение (спорофит), или инцистируются и превращаются в гаметангий, из которого выходят четыре одинаковые гаметы, сливающиеся попарно. Двужгутиковая зигота вырастает в новый спорофит.

Особенно широко распространен C. anguillulae, живующий в почве и паразитирующий на нематодах и других животных. Он встречается в европейской части СССР, в ряде стран Западной Европы (Франция, Румыния, Великобритания, Ирландия), в Азии, Африке, Южной Америке, Северной Америке (США) и т. д. C. allomycis — паразит на талломах представителей других родов бластокладиевых грибов — *бластокладиелла* (Blastocladiella) и *алломицес* (Allomyces); C. sphaerocarpa живет в воде как сапрофит или на талломах некоторых пресноводных водорослей (на водяной сеточке, спирогире, кладофоре и др.), или на элодее, а во влажной почве поселяется на корнях кукурузы, лука и других высших наземных растений.

Еще выше организованные бластокладиевые сапрофиты в воде или в почве на различных растительных и животных остатках.

У некоторых грибов рода бластокладиелла таллом состоит из простого вздутия, от которого отходят многочисленные ризоиды (рис. 11). Это вздутие у спорофита преобразуется затем или в зооспорангий, или в цисту, а у гаметофита образует гаметы. У большинства же видов таллом представлен более или менее удлиненной клеткой с хорошо развитыми ризоидами в основании. На конце ее или образуется один крупный тонкостенный зооспорангий, отделяющийся перегородкой от остальной части таллома, или внутри тонкостенного вместилища формируется циста, одетая толстой двухслойной оболочкой (рис. 11). В данном случае установлено, что появление цист на талломе связано с неблагоприятными для развития условиями. Эти цисты характеризуются большой стойкостью. Они могут переносить высушивание, промораживание, действие высоких температур и т. д.

Зооспоры выходят из зооспорангия через сосочек или поры и после некоторого периода активного движения прорастают в новые растения — с п о р о ф и т ы. Зооспоры, выходящие из цист, отличаются несколько меньшими размерами. Из них вырастают растения внешне такие же, как спорофиты, но образующие гаметы (гаметофиты), причем двудомные. Зигота, образующаяся при слиянии гамет, вырастает в новый спорофит. У Blastocladiella emersonii при повышении содержания CO_2 в среде из цист выходят диплоидные зооспоры, образующие снова спорофиты.

Многие виды рода бластокладиелла хорошо развиваются на жидких и твердых питательных средах в условиях лаборатории, поэтому их усиленно используют для изучения самых разнообразных физиологических, цитологических, генетических и других вопросов, особенно B. emersonii. У нее были получены, например, мутанты с пигментированными зооспорами. Наблюдали передачу цитоплазмы от такой зооспоры к нормальной бесцветной (или наоборот) и установили, что таким образом физиологически активный материал может передаваться от одной зооспоры к другой. Это явление, как известно, бывает у некоторых беспозвоночных животных, например у туфельки, и может иметь значение в развитии и росте соответствующего организма.

Представители рода *бластокладия* (Blastocladia) были описаны раньше других видов бластокладиевых грибов (1878), так как часто встречаются среди других грибов, поселяющихся на растительных остатках, плавающих в воде. На этом субстрате они образуют белые дерновинки длиной 1 *мм*. Таллом у видов этого рода более расчленен, чем у бластокладиеллы. У большинства видов он состоит из крупной

цилиндрической клетки. От нижнего конца ее отходят хорошо развитые ризоиды, а от верхнего — многочисленные дихотомически ветвящиеся гифы, на которых сидят поодиночке или цепочками удлиненные, тонкостенные зооспорангии и округлые толстостенные цисты (рис. 11). Обычно массовое появление цист на талломе связано с повышенным содержанием CO_2, что бывает при сильном обрастании субстрата бактериями.

Зооспоры, образующиеся в цистах, прорастают в такие же талломы, которые дают и зооспоры из тонкостенных зооспорангиев, т. е., по-видимому, у видов рода бластокладия нет смены поколений.

Безусловно, самые интересные и высоко дифференцированные среди бластокладиевых грибов — представители рода *алломицес* (Allomyces, рис. 11). Они обитают в пресных водах на трупах насекомых и других животных, образуя на них дерновинки длиной 1 *см*. Впервые A. arbusculus был обнаружен и описан в 1911 г. в Индии, затем виды этого рода были найдены в Северной и Южной Америке, Африке, Южной Европе, на Филиппинских островах, на островах Малайского архипелага и т. д. Ведущий и определяющий фактор в распространении видов, по-видимому, температура, так как они почти не встречаются за пределами 40° северной и южной широты.

Большинство представителей рода алломицес имеет смену поколений. При этом спорофит и гаметофит очень сходны по внешнему облику и степени развития. Они состоят из довольно толстых, коротких, ветвящихся гиф, снабженных неглубокими перетяжками и ложными перегородками (там имеются очень широкие просветы — поры). В тех местах, где есть ложные перегородки, на талломе спорофита сидят зооспорангии и толстостенные бурые цисты внутри тонких вместилищ. При этом и зооспорангии и цисты отделяются от таллома настоящими перегородками. Из зооспорангиев выходят диплоидные бесцветные зооспоры, прорастающие затем снова в спорофиты. Весь процесс формирования нового развитого растения занимает 36—48 *ч*. Зрелые цисты выпадают наружу из разорвавшейся оболочки своего вместилища, наружная оболочка (э к з о с п о р и й) их также разрывается, и содержимое, одетое внутренней оболочкой (э н д о с п о р и е м), высовывается наружу. Из него выходят гаплоидные зооспоры, вырастающие в гаметофиты, внешне очень сходные со спорофитом. На гаметофите образуются, в отличие от других родов, оба типа гаметангиев, обычно один над другим. Мужские гаметангии мельче женских и имеют оранжевую окраску от γ-каротина, а женские бесцветны. Мужские гаметы также окрашены

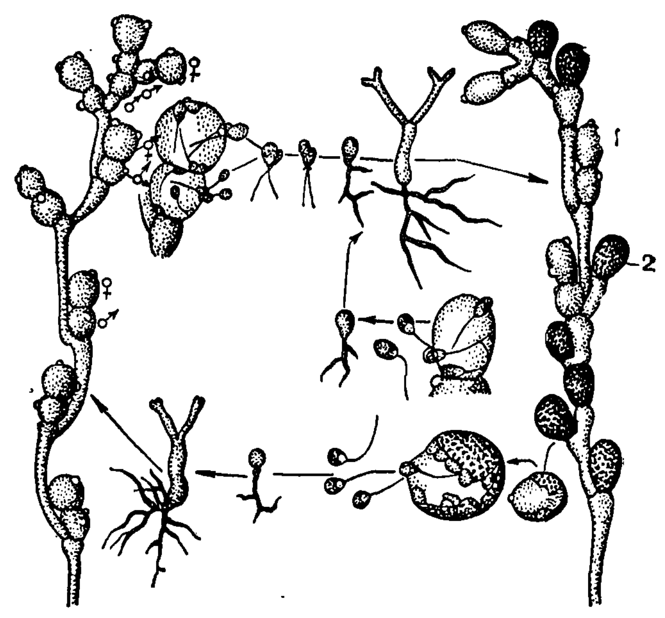


Рис. 12. Бластокладиевые. Алломицес (Allomyces) — схема жизненного цикла:

С л е в а — гаметофит с мужскими (♂) и женскими (♀) гаметангиями; с п р а в а — спорофит с зооспорангиями (*1*) и цистами (*2*).

γ-каротином, мельче женских в 2,5—3 раза и более подвижны. Женские гаметы продуцируют половой гормон сиренин, привлекающий мужские гаметы. Мужские и женские гаметы попарно сливаются с образованием зиготы, которая развивается затем в новый спорофит (рис. 12). Такой жизненный цикл установлен для A. javanicus. У некоторых грибов рода алломицес имеются отклонения от описанного цикла развития.

Алломицес хорошо растет в культуре на овсяном агаре и некоторых других средах. Поэтому он очень интенсивно изучался и изучается в различных лабораториях мира. Результаты некоторых опытов объясняют многие явления, наблюдающиеся при развитии представителей алломицеса с отклоняющимся циклом. Например, обработка прорастающих зигот колхицином или другими подобными веществами увеличивала частоту прорастания зооспор из покоящихся цист в спорофиты, а не в гаметофиты. Это объясняется тем, что при такой обработке возникает полиплоидность в зооспорах.

При добавлении антибиотика актидиона к среде, на которой выращивался спорофит A. arbusculus, на нем появлялись выросты, несущие гаметангии. Можно было произвольно менять соотношение мужских и женских гаметангиев на гаметофитах, действуя на них веществами, уменьшающими или увеличивающими отношение ДНК и РНК,

например тимином. Увеличение количества ДНК вело к появлению больших количеств мужских гаметангиев, и наоборот. Оказалось возможным производить скрещивания некоторых видов алломицеса и получать таким образом гибриды, которые можно было различать друг от друга (в частности, по взаимному расположению мужских и женских гаметангиев и по некоторым другим признакам). Можно

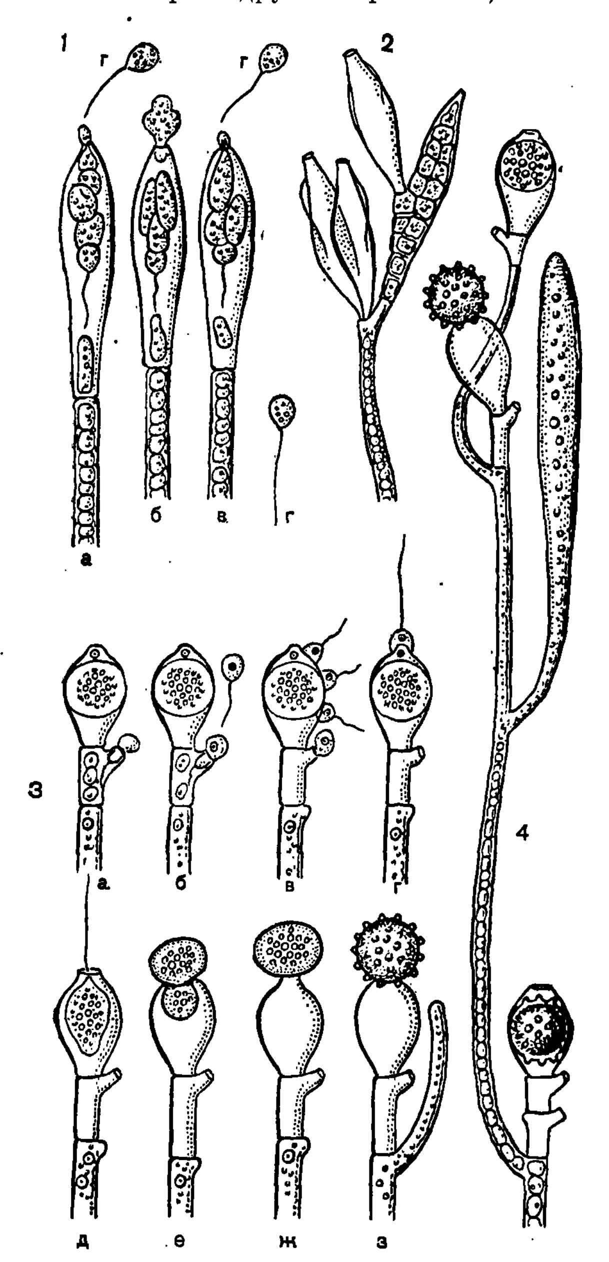


Рис. 13. Моноблефарис (Monoblepharis):

1 — бесполое размножение: *а* — *в* — зооспорангий и выход зооспор, *г* — зооспоры; *2* — симподиальное ветвление зооспорангиев; *3* — половой процесс: *а* — *в* — оогоний с яйцеклеткой, антеридий и выход сперматозоидов, *г* — *д* — внедрение сперматозоидов в оогоний, *е* — *з* — выход оплодотворенной яйцеклетки из оогония и образование ооспоры; *4* — часть таллома с половыми органами, экзо- и эндогенными ооспорами.

было проследить передачу по наследству этих признаков в гаплоидной генерации.

Был установлен такой интересный факт, что A. javanicus, найденный в почве острова Ява, представляет собой природный, естественный гибрид между видами A. arbusculus и A. macrogynes. В 1954 г. он был получен в лаборатории при скрещивании этих видов.

Филогенетически бластокладиевые можно рассматривать как результат дальнейшей эволюции хитридиевых грибов, которая шла, во-первых, по пути увеличения размеров центральной части таллома (уже крупного, например, у Macrochytrium botrydiodes). Во-вторых, форма клетки так же изменялась. У бластокладиеллы и бластокладии она стала цилиндрической, а у бластокладия — и ветвящейся, у алломицеса образовался членистый мицелий. В-третьих, осуществлялся переход от изогамии к гетерогамии и выработалась изоморфная смена поколений.

ПОРЯДОК МОНОБЛЕФАРИДОВЫЕ (MONOBLEPHARIDALES)

В 1871 г. было описано три вида нового рода — *моноблефарис* (Monoblepharis) — с оогамным половым процессом, при котором, в отличие от того, что было известно для всех других грибов, мужская половая клетка представляла собой подвижное образование — сперматозоид. Это привлекло к изучению видов рода моноблефарис многих ученых в нашей стране и за рубежом. Однако прошло много лет, прежде чем в поле зрения исследователей оказались другие виды этого рода и виды других родов — *моноблефарелла* (Monoblepharella) и *гонаподия* (Gonapodya).

Моноблефаридовые грибы развиваются как сапрофиты в чистой пресной воде на сучьях, ветках и других субстратах, главным образом весной и осенью в виде нежного сероватого или коричневатого пушка. Обычно в природе заметить их трудно, и гораздо легче установить их присутствие в аквариумах, где они нередко встречаются. Можно вызвать появление пушка моноблефариса, положив найденные в воде ветки или сучья в стеклянную банку, наполовину наполненную стерильной, дистиллированной водой. Банку нужно поставить в холодильник с температурой 8—15° С. Через несколько дней может появиться пушок очень нежного бледно-серого мицелия длиной около 2 *мм*. Часто гифы выходят из чечевичек ветки, где они укрепляются своими ризоидами. При этом гриб предпочитает ветки дуба, березы, ясеня, однако может развиваться и на ветках широколиственных и хвойных пород, даже на талло-

мах лишайников, упавших в воду, на различных плодах, на трупах насекомых и т. п.

Разные виды моноблефариса отличаются по степени развития таллома. Например, Monoblepharis macrandra хорошо растет, ветвится, гифы его сплетаются и образуют на субстрате войлочную обвертку; другие виды развиваются слабее, ветвятся меньше, причем гифы их растут раздельно.

При температуре 8—11° С на концах гиф мицелия образуются по одному длинные цилиндрические зооспорангии (рис. 13). Располагающиеся в них в один ряд овальные зооспоры с одним длинным задним жгутиком выходят через отверстие, образующееся на вершине зооспорангия. Вначале они движутся очень медленно, амебообразно, нередко подолгу задерживаются, оседая на кончике зооспорангия, затем уплывают и, прикрепившись к подходящему субстрату, одеваются оболочкой и прорастают сразу с двух концов, образуя ризоиды и гифы. Когда зооспорангий опустеет, у одних видов новые зооспорангии врастают в его оболочку, у других развиваются сбоку под старым, опустевшим, оттесняя его в сторону (симподиально). Таким образом на одном талломе может образоваться несколько генераций зооспор.

При температуре 20—21° С на талломе появляются оогонии и антеридии, нередко цепочками друг под другом (рис. 13). Каждый оогоний представляет собой вздутую округлую клетку с единственной яйцеклеткой внутри. В антеридии образуется 4—8, а у M. insignis даже 24—32 сперматозоида. Они похожи на зооспоры, но мельче, и для них характерно еще более резко выраженное амебоидное движение. Сперматозоиды выползают из отверстия антеридия, подплывают или подползают к оогонию, на котором появляется апикальный воспринимающий сосочек, выделяющий наружу вещество, привлекающее сперматозоидов; один из них внедряется в оогоний и сливается с яйцеклеткой.

После оплодотворения яйцеклетка становится более компактной, движется по направлению к верхушке оогония. У большинства видов с гипогинными антеридиями она выходит из отверстия оогония, оставаясь прикрепленной к нему узким прозрачным воротничком, одевается многослойной, скульптурированной коричневой оболочкой и здесь превращается в покоящуюся ооспору. Есть виды, у которых наряду с наружными ооспорами образуются и внутренние (рис. 13). У видов с эпигинными антеридиями зигота, естественно, остается внутри оогония. Зрелая ооспора всегда уже одноядерна, т. е. ядра яйцеклетки и сперматозоида сливаются. При прорастании, которое наблюдалось пока в редких случаях, оболочка зрелой зиготы (ооспоры) раскалывается и из нее появляется мицелий.

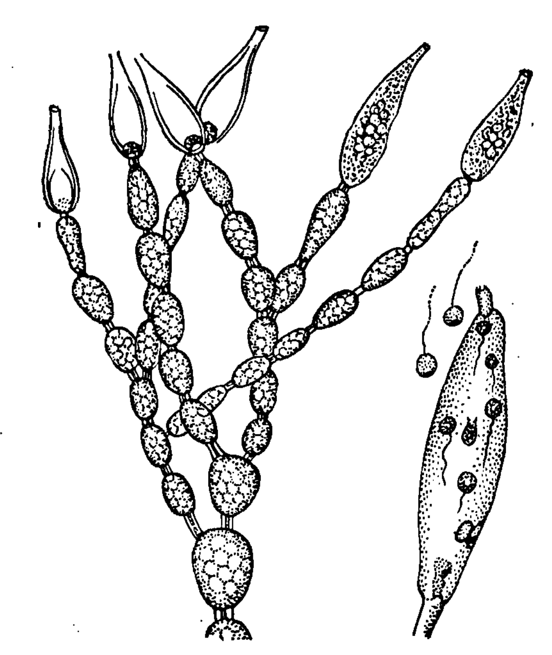


Рис. 14. Гонаподия (Gonapodya). Внешний вид таллома с зооспорангиями.

Род *моноблефарелла* (Monoblepharella) был описан только в 1940 г. Грибы этого рода могут быть выделены из почвы (главным образом в теплых странах), если залить ее чистой водой и положить в эту воду какие-либо растительные остатки. Таллом *моноблефареллы Тэйлора* (Monoblepharella taylori) по внешнему виду похож на талломы некоторых грибов рода *моноблефарис* (Monoblepharis) — M. regignens и M. ovigera, а у других — более скудно развит. Спорангии тоже похожи, но они образуются при более высоких температурах (+13, +36°С), как и половые органы (+26, +32°С).

Очень часто спорангии и оогонии с антеридиями образуются на одном и том же растении одновременно. Первые зооспорангии располагаются по периферии колонии. При последующем симподиальном ветвлении гиф они сдвигаются в сторону. Вторичные зооспорангии образуются симподиально. Зооспоры выходят так же, как и у моноблефариса.

Основные различия между этими видами заключаются в том, что, во-первых, внутри оогония у моноблефареллы образуется не одна, а несколько яйцеклеток; во-вторых, после оплодотворения зигота выползает из оогония и плавает некоторое время при помощи жгутика сперматозоида. После некоторого периода движения она останавливается, жгутик исчезает, вырабатывается толстая оболочка и зигота превращается в ооспо-

ру. Как долго она может сохранять жизнеспособность, окончательно не установлено. Однако в условиях лаборатории были случаи прорастания зигот после пребывания в течение четырех лет в высушенном состоянии. Это дает основание предполагать, что ооспоры остаются живыми в почве во время обычной тропической засухи. Перечисленные выше особенности видов рода моноблефареллы позволяют рассматривать их как более примитивные.

Род *гонаподия* (Gonapodya) был первоначально описан вместе с моноблефарисом как один из его видов (M. prolifera). Это не удивительно, так как все эти грибы часто встречаются вместе на ветвях, погруженных в воду, и талломы их макроскопически сходны. Однако грибы из рода гонаподия более обычны на плодах, особенно на яблоках, плодах боярышника и т. п. В этой же ассоциации часто присутствуют грибы упоминавшегося уже рода бластокладия. Дерновинки мицелия грибов рода гонаподия сероватого или коричневатого цвета. Мицелий ветвится и имеет перетяжки. В местах перетяжек имеются целлюлиновые пробочки. Овальные или удлиненные, с оттянутым кончиком, зооспорангии отделяются на концах ветвей, иногда по нескольку в ряд (рис. 14). Часто можно наблюдать врастание нового спорангия в опустевшую оболочку старого. Количество зооспор в зооспорангии у гонаподия больше, чем у моноблефариса. Например, у встречающегося в нашей стране вида G. silignaeformis оно достигает 50.

В оогониях, как и у моноблефареллы, содержится не одна, а несколько, иногда даже много (до 20) яйцеклеток, которые могут оплодотворяться сперматозоидом или в оогонии, или вне его, так как они могут выпадать из оогония. Оплодотворенная яйцеклетка сначала движется амебообразно, а затем, так же как и у видов моноблефареллы, при помощи торчащего из нее жгутика сперматозоида. Примерно через 3—4 *ч* она останавливается и одевается оболочкой, превращаясь в гладкостенную буроватую ооспору.

По образу жизни, степени развития таллома моноблефаридовые близки к бластокладиевым грибам. Однако между ними имеется много различий, из которых можно назвать следующие: оболочка гиф бластокладиевых дает реакцию на хитин и не содержит целлюлозу, в то время как у моноблефаридовых имеются в оболочке и хитин и целлюлоза (за исключением видов гоноподия). Половой процесс у бластокладиевых — изо- или гетерогамия, а у моноблефаридовых — оогамия. У бластокладиевых зигота прорастает без периода покоя в диплоидную особь, а у моноблефаридовых ооспора покоится и затем дает начало гаплоидному мицелию. У бластокладиевых имеется смена поколений, а у моноблефаридовых она отсутствует и т. д.

Все вышесказанное заставляет предполагать возможное происхождение обеих групп от каких-то общих предков, поскольку жгутиковые стадии их очень сходны. Но в дальнейшем в процессе эволюции эти группы развивались, по-видимому, независимо друг от друга.

Существует и иное мнение, а именно что бластокладиевые дали начало моноблефаридовым. В настоящее время очень трудно решить, какое из этих предположений более обосновано.

КЛАСС ООМИЦЕТЫ (OOMYCETES)

Грибы, относящиеся к классу оомицетов, имеют хорошо развитый неклеточный мицелий. Бесполое размножение — зооспорами с двумя жгутиками (перистым и гладким). Половой процесс оогамный. Класс содержит несколько порядков, из которых главнейшие — сапролегниевые, пероноспоровые, лептомитовые и лагенидиевые.

ПОРЯДОК САПРОЛЕГНИЕВЫЕ (SAPROLEGNIALES)

Сапролегниевые — широко распространенная и сравнительно хорошо изученная группа грибов, представители которой встречаются в пресных и, в меньшей степени, в морских водах как сапрофиты на трупах животных или других органических субстратах или как паразиты водорослей, некоторых водных грибов, рыбьей молоди, ослабленных рыб, икры рыб и лягушек и т. п. Некоторые обитают во влажной почве. Многие из них известны уже более 200 лет. Это в первую очередь те из сапролегниевых, которые имеют хорошо развитый мицелий, заметный невооруженным глазом. Издавна известна их вредоносность при разведении рыб. Часто они причиняют большой урон, особенно при некоторых условиях содержания прудов или аквариумов, почему и обратили на себя внимание. Однако их истинная природа была установлена не сразу. Так, в прошлом веке полагали, что «плесень», появляющаяся на рыбах, есть следствие распадения самого тела рыбы.

Первые описания и изображения мицелиальных сапролегниевых грибов относятся ко второй половине XVIII в. Более примитивные из сапролегниевых грибов — род *эктрогелла* (Ectrogella) и другие — стали известны с конца XIX в., а большинство описаны уже в текущем столетии.

Для всех этих грибов характерно наличие целлюлозной оболочки и двужгутиковых зооспор, служащих для бесполого размножения, причем у некоторых существуют две стадии зооспор, сменяющих одна другую (явление так называемого д и п л а н е т и з м а, сопровождающегося диморфизмом, поскольку зооспоры обеих стадий различны по внешнему виду). Половой процесс оогамный. Однако он своеобразен, так как антеридий, в отличие от оогония, содержащего яйцеклетки, не дифференцирован на гаметы, а просто переливает часть своего содержимого с ядром в яйцеклетку через оплодотворяющий отрог.

Простейшие из сапролегниевых грибов весьма напоминают хитридиевые грибы. К таковым относятся, например, виды родов *эктрогелла* (Ectrogella), *афаномикопсис* (Aphanomycopsis) и *питиелла* (Pythiella) (рис. 15). Они паразитируют в пресных и морских водах на десмидиевых, диатомовых, бурых и красных водорослях, а также на водных грибах. Заражение хозяина производит двужгутиковая зооспора, садящаяся на его поверхность и покрывающаяся оболочкой. Ее содержимое переливается в клетку хозяина. Там оно превращается в таллом, одетый целлюлозной оболочкой. По исчерпании запасов пищи таллом преобразуется в зооспорангий, выпускающий через длинную шейку грушевидные зооспоры с двумя жгутиками на переднем конце. По выходе из зооспорангия они одеваются оболочкой (инцистируются). Через некоторое время из цисты выходит новая зооспора — почковидная

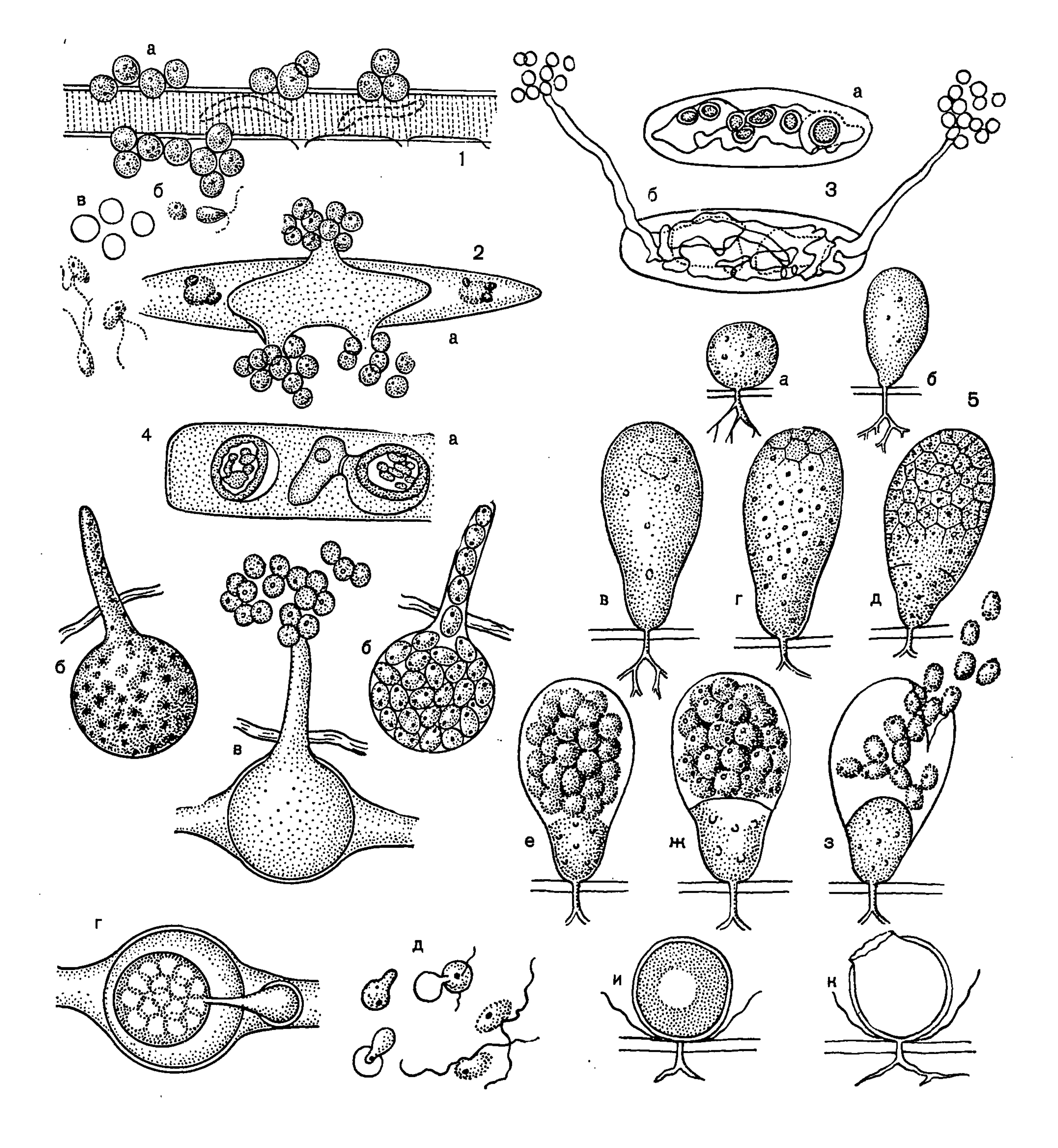


Рис. 15. Сапролегниевые:

1 — эктрогелла бациллярная (Ectrogella bacillariacearum): часть таллома диатомовой водоросли синедры с инцистированными первичными зооспорами (*а*) и вторичными зооспорами (*б*), вышедшими из цист (*в*); *2* — эктрогелла ликмофора (E. licmophora): *а* — часть таллома диатомовой водоросли ликмофоры с зооспорангиями и инцистированными первичными зооспорами, *б* — покоящиеся споры эктрогеллы, правая возникла в результате полового процесса; *3* — афаномикопсис десмидиевый (Aphanomycopsis desmidiella): *а* — покоящиеся споры в талломе десмидиевой водоросли, *б* — остатки таллома, пустой спорангий и выводные трубочки с инцистированными зооспорами; *4* — питиелла весенняя (Pythiella vernalis): *а* — таллом в гифе питиума, *б* — зооспорангий, *в* — вышедшие из зооспорангия и инцистировавшиеся зооспоры, *г* — покоящаяся спора с маленькой антеридиальной клеткой и оплодотворяющим отрогом, *д* — выход вторичных зооспор из цист; *5* — траустохитриум пролиферум (Thraustochytrium proliferum): *а* — *б* — развитие таллома, *в* — *з* — образование зооспорангия и выход зооспор, *и* — *к* — покоящиеся споры (правая проросшая и уже пустая).

и с двумя жгутиками, прикрепленными сбоку, —которая снова заражает субстрат вышеописанным образом (рис. 15).

Половой процесс ведет к образованию покоящихся спор (рис. 15).

Наибольшее значение из группы примитивных сапролегниевых грибов имеют виды эктрогеллы, паразитирующие на диатомовых водорослях. Они способны растворять кремневый панцирь диатомей, вызывать гипертрофию и затем гибель пораженной клетки. В природных условиях иногда наблюдается массовое заражение диатомовых водорослей (до 75% популяции), а в условиях лаборатории бывают заражены все особи.

У *траустохитриума* (Thraustochytrium), в основном морских и сапрофитных видов, наблюдается уже некоторая дифференцировка таллома, который развивается не внутри, а снаружи субстрата, напоминая ризофизиум, *фликтохитриум* (Phlyctochytrium) из хитридиевых грибов. В ходе развития такое вегетативное тело превращается в зооспорангий, раскалывающийся при созревании и выпускающий двужгутиковые зооспоры. Наблюдалась внутренняя пролиферация зооспорангиев, т. е. врастание нового спорангия в опустевшую оболочку старого. Наиболее известен вид T. proliferum — сапрофит на морских сифоновых водорослях из рода *бриопсис* (Bryopsis).

Траустохитриум можно «выманивать» на такие приманки, как пыльца сосны. Эти грибы хорошо затем сохраняются целый год и более при высушивании этого субстрата на фильтровальной бумаге. При заливании такой бумаги морской водой на пыльце снова появляются живые грибы.

Еще большей степени развития достигли представители таких родов, как *сапролегния* (Saprolegnia), *ахлия* (Achlya), *афаномицес* (Aphanomyces) и др. Их мицелий уже хорошо развит. Более тонкие и ветвящиеся гифы его (ризоидальные) внедряются в субстрат, а основная масса более толстых и мало ветвящихся гиф растет свободно в стороны от субстрата.

Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев (часто неправильно называемые муравьиными яйцами) или семена конопли, лучше немного раздавленные, или, наконец, подвесить на ниточке в поверхностных слоях воды кусочки крутого куриного яйца (белка), то через 5—6 дней на поверхности этого субстрата появится хорошо заметный пушок, иногда длиной 1 *см* и более. Этот пушок и состоит из толстых гиф мицелия.

Вскоре цитоплазма на концах гиф становится гуще и темнее: темная часть гифы отделяется поперечной перегородкой от несущей ее гифы и превращается в зооспорангий, в котором появляется зернистость и формируются зооспоры (рис. 16). Процесс образования и выхода зооспор можно ускорить, осторожно перенеся субстрат с хорошо развившимся пушком и отделенными перегородками зооспорангиями в чистую воду. Тогда на вершинах зооспорангиев образуются отверстия, через которые выходят зооспоры.

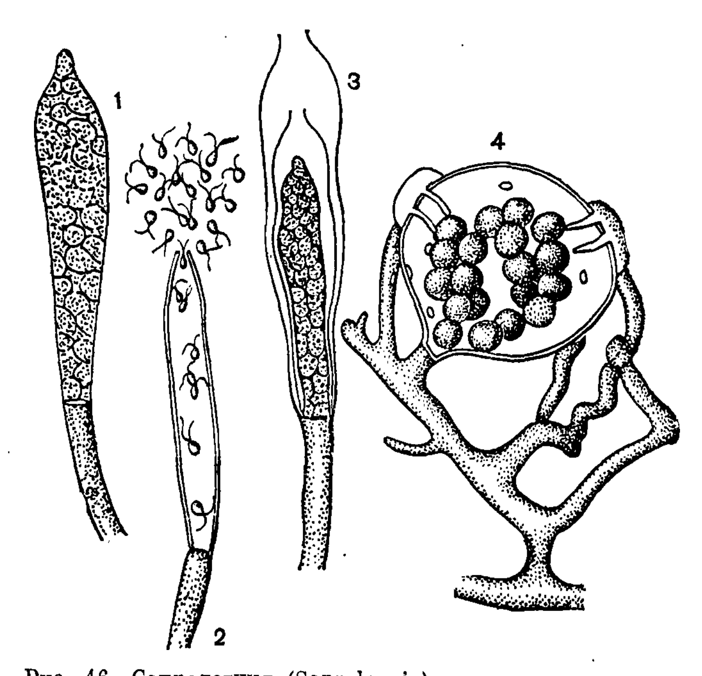


Рис. 16. Сапролегния (Saprolegnia):
1 — зооспорангий; *2* — выход зооспор; *3* — пролиферация зооспорангия; *4* — оогонии с яйцеклетками внутри и антеридии с оплодотворяющим отрогом.

У представителей разных родов в деталях этого процесса имеются существенные различия. Зооспоры сапролегнии, выходящие из зооспорангия, имеют грушевидную форму и два жгутика на переднем конце. После около получаса плавания они останавливаются, покрываются оболочкой и переходят в состояние покоя. Затем из этой оболочки выходит зооспора почковидной формы, со жгутиками, прикрепленными сбоку. Период плавания этих зооспор может быть более длительным. Наконец, они добираются до подходящего субстрата, привлеченные веществами, диффундирующими из него, оседают на субстрат, втягивают жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в гифу мицелия, которая внедряется в субстрат. Мицелий развивается на поверхности субстрата в виде пушка. В пустую оболочку старого зооспорангия может затем врастать снизу новый (рис. 16).

У ахлии, часто встречающейся вместе с сапролегнией, подавлена стадия грушевидных зооспор. По выходе из зооспорангия они сейчас же, у его отверстия, одеваются оболочкой,

из которой выходят уже почковидные зооспоры. Новые зооспорангии у видов этого рода образуются сбоку от основания опустевшего зооспорангия и сдвигают его затем в сторону, т. е. образуются симподиально (рис. 17, *2*).

У грибов рода *диктиухус* (Dictyuchus) зачатки зооспор одеваются оболочками уже внутри зооспорангия. Сформировавшиеся почковидные зооспоры выходят каждая из отдельного отверстия зооспорангия, а пустые оболочки зооспор остаются внутри его в виде сеточки — так называемый сетчатый зооспорангий (рис. 17).

При некоторых условиях зооспоры ахлии, сапролегнии и диктиухуса могут вообще не выходить из зооспорангия, а прорастать гифами прямо изнутри его. Такой зооспорангий очень похож на ершик для мытья лабораторной посуды или чистки стекол керосиновых ламп (рис. 17). Последний тип прорастания особенно характерен для грибов рода *апланес* (Aplanes). Есть и другие вариации этого процесса.

Для грибов родов *геолегния* (Geolegnia), *бревилегния* (Brevilegnia) и других, обитающих в почве, характерно отсутствие подвижных жгутиковых стадий, что, несомненно, связано с их экологией.

При половом процессе на мицелии формируются оогонии и антеридии. У сапролегнии они возникают всегда ближе к субстрату, чем зооспорангии, т. е. при иной концентрации веществ, диффундирующих из субстрата. Оогоний образуется в виде вздутия на конце сравнительно короткой ветви-ножки, отделяясь от нее перегородкой в основании. В оогонии формируется несколько круглых яйцеклеток. Антеридий представляет собой конечную клетку тонкой антеридиальной ветви. Он прикладывается плотно к оболочке оогония, в которой имеются более тонкие места — поры — и пускает внутрь оогония через поры оплодотворяющие отроги. При этом один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток, переливая в каждую некоторое количество содержимого с одним ядром. Имеются гомоталличные виды, у которых половой процесс происходит между оогониями и антеридиями, образовавшимися на одном и том же мицелии, а есть и гетероталличные. У грибов из родов афаномицес, диктиухус, лептолегния, бревилегния, геолегния в оогонии образуется только по одной яйцеклетке. Оплодотворенные яйцеклетки во всех случаях одеваются толстыми оболочками и прорастают после периода покоя.

Сапролегниевые грибы интересны как объект различных экспериментов. В частности, на них выяснены условия, способствующие вегетативному росту, бесполому размножению либо половому процессу. В результате опытов по физиологии этих грибов установлена возможность управлять их развитием, меняя условия культивирования. Интересные данные получены при изучении полового процесса. Выяснено, что вся последовательность формирования половых органов и всего процесса в целом управляется рядом половых гормонов, поочередно и последовательно выделяемых копулирующими штаммами в окружающую среду. Каждый гормон оказывает определенное действие на партнера, который, в свою очередь, продуцирует затем свой гормон, вызывая дальнейший процесс развития первого, и т. д.

В водоемах со слабым течением и с недостаточно аэрируемой водой икра рыб, а также ослабленные или травмированные рыбы могут очень страдать от сапролегниевых грибов. Значительный экономический ущерб наносится преимущественно на двух очень важных этапах рыборазведения: во время выдерживания производителей и инкубации икры. Это наблюдается в отношении таких ценных пород рыб, как осетровые, судак и др. Очень большой отход случается при зимовке карпа и растительноядных рыб, чему, видимо, способствует низкая температура воды. В прудовых хозяйствах Украины, например, карпа могут поразить многие сапролегниевые грибы: Saprolegnia parasitica, S. mixta, S. ferax. Вообще же список грибов, паразитирующих на икре и рыбах, очень широк и включает, кроме указанных видов, еще S. monoica, S. diclina, Achlya flagellatae, A. prolifera, A. radiosa, A. oblongata, Dictyuchus monosporus и др.

Иногда можно видеть, как из жаберных щелей пораженных рыб, у хвостовой части, на спине или в других местах появляется обильный ватообразный мицелий сапролегниевых грибов. Рыба становится вялой, движения ее ослабевают, и она погибает (табл. 3).

Разновидностью сапролегниоза является болезнь Стаффа, при которой гриб поражает обонятельные ямки сеголеток и двухлеток карпа во время зимовки. Это заболевание часто бывает в зимовальных прудах на северо-западе нашей страны и в Белоруссии.

Основная мера борьбы с сапролегниозом — содержание водоемов при условиях, обеспечивающих хорошую аэрацию и чистоту воды. В условиях аквариума пораженных рыб можно попытаться оздоровить следующими способами:

ежедневно погружать на 10—15 *мин* в раствор марганцовокислого калия (1 *г* на 100 *л* воды);

помещать на 15—30 *мин* в раствор поваренной соли (2,5 *г* соли на 1 *л* воды);

держать пораженных рыб до двух дней в слабом растворе метиленовой сини (3 *мл* 1%-ного раствора краски на 10 *л* воды).

Икринки рекомендуется выдерживать в течение 15 *мин* в растворе формалина при разве-

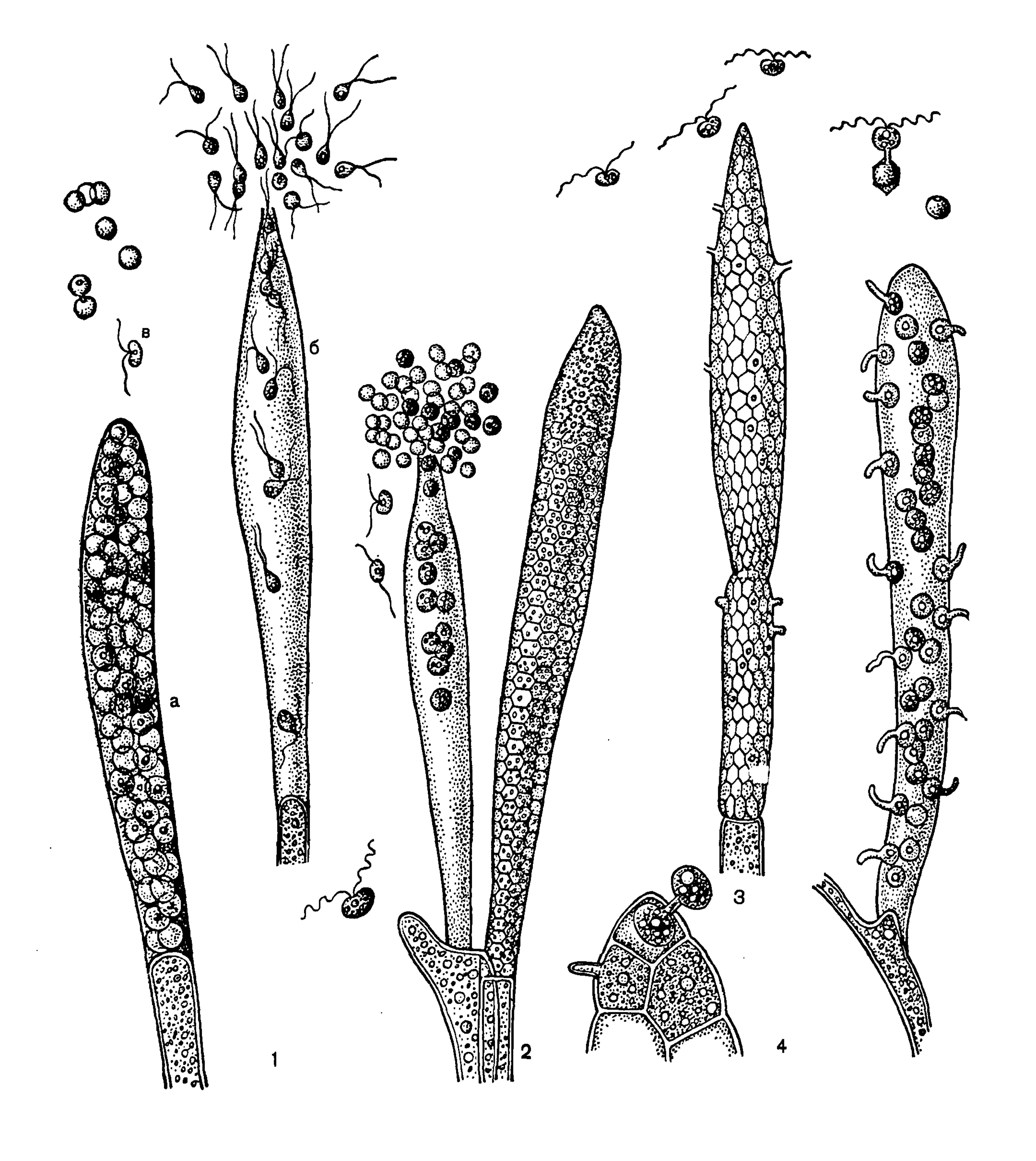


Рис. 17. Зооспорангии сапролегниевых грибов:

1 — сапролегния (Saprolegnia): *а* — зооспорангий, *б* — выход зооспор, *в* — вторичная зооспора; *2* — ахлия (Achlya); *3* — диктиухус (Dictyuchus); *4* — апланес (Aplanes).

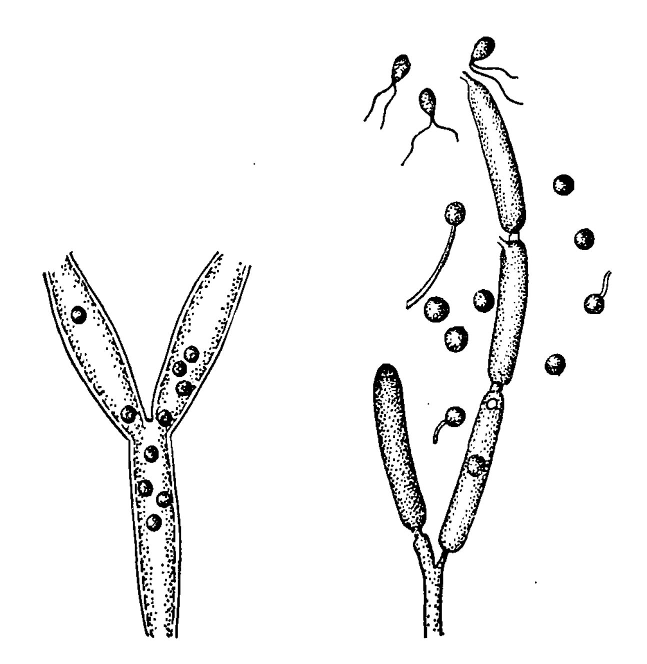


Рис. 18. Лептомитус (Leptomitus). Общий вид таллома с зооспорангиями.

дении 1 : 500 и 1 : 1000 (40% продажного), или 1 *ч* в слабом растворе медного купороса (1 : 200 000), или 15 *мин* в растворе марганцовокислого калия (1 : 100 000).

В последние годы предложено обеззараживать воду действием ультрафиолетовых лучей.

Некоторые виды сапролегниевых грибов паразитируют на простейших, рачках, коловратках, губках.

Летом 1950—1951 гг. отмечалась массовая гибель планктонных рачков (Eurytemara hirundoides) у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря (в 200 *км* к северу от Аландских островов). Причиной гибели оказался гриб Leptolegnia baltica. Так как этот рачок составляет в Ботническом заливе с июня по сентябрь более 50, а часто 80—90% всего зоопланктона, то выпадение его привело к уменьшению количества сельди и снижению ее промысла.

Другой морской вид сапролегниевых грибов — Leptolegnia marina — вызывает массовые заболевания горохового краба (Pinnotheres pisum) и некоторых моллюсков. Этот вид отличается широким спектром действия, поражая яйца, эмбрионы и взрослых особей.

Летом 1965 г. в районе Севастопольской бухты Черного моря обнаружено массовое грибковое поражение развивающихся яиц усоногих рачков-балянусов двух видов. Оно вызвано другой лептолегнией — L. pontica.

Большое практическое значение имеют грибы рода афаномицес, поражающие различные растения в условиях влажной почвы. Гриб развивается на корневой шейке, подсемядольном колене, иногда на семядолях (корнеед). Пораженная часть буреет, становится тоньше, растения часто погибают. Развитию болезни способствуют высокая влажность (примерно 80%) и температура 20—25° С. Особенно страдают проростки таких растений, как свекла, люцерна, вика. В СССР этот гриб обнаружен в почвах некоторых областей Украинской ССР и в Курской области.

ПОРЯДОК ЛЕПТОМИТОВЫЕ (LEPTOMITALES)

Родственно близки к сапролегниевым грибам водные лептомитовые грибы, из которых наиболее известен род *лептомитус* (Leptomitus). Мицелий этих грибов очень тонкий (значительно тоньше, чем у сапролегниевых), он ветвится и по всей длине имеет перетяжки с ложными перегородками, где располагаются «пробочки» из целлюлина. На мицелии возникают удлиненные зооспорангии, образующиеся из конечных участков мицелия или из сегментов гиф на его протяжении, иногда друг за другом, и созревают они в базипетальном направлении, т. е. раньше всех — самый верхний, за ним — следующий и т. д. (рис. 18). Зооспоры дипланетичны и диморфны, как у сапролегниевых грибов. Но имеется вполне определенная тенденция к немедленному инцистированию зооспор первого типа у отверстия зооспорангия.

Гриб L. lacteus — единственный представитель этого рода — живет в воде как сапрофит на растительных остатках. Он очень характерен для сильно загрязненных сточных вод (полисапроб). Половой процесс у этого гриба не известен.

Во многих водоемах, где в результате сброса сточных вод, замедления течения воды, выпуска перегретой воды с предприятий концентрируются органические вещества и минеральные соединения, создается таким образом высокая сапробность. В таких условиях L. lacteus развивается в больших количествах и может причинять большой вред. Его мицелий может забивать водоочистные сооружения, орудия лова рыб и т. п. Бывает, что массовое развитие биообрастаний, состоящих главным образом из мицелия L. lacteus и бактерий, вызывает покрытие слизью выставленных орудий лова и забивание их ячей. В результате этого резко снижаются уловы рыбы и рыболовецкие предприятия этих мест не выполняют намеченных планов. Против таких явлений применяют меры, предотвращающие вредное действие гриба.

ПОРЯДОК ЛАГЕНИДИЕВЫЕ (LAGENIDIALES)

Лагенидиевые — обитатели в основном пресных, реже морских вод. Очень немногие из них встречаются в почве. Подавляющее большинство видов лагенидиевых — паразиты водорослей, мицелиальных водных грибов (главным образом сапролегниевых), микроскопических животных. Представители рода *лагена* (Lagena) паразитируют на корнях некоторых злаков и дикорастущих трав. Очень немногие из этих грибов ведут сапрофитный образ жизни. Большинство из них ограничивается узким кругом хозяев, что характерно для истинных паразитов.

Лагенидиевые грибы нелегко найти в природе, и многие из них не растут в культуре. В настоящее время культивируют следующие виды из рода *лагенидиум*: Lagenidium giganteum, паразитирующий на личинках комаров и рачках; L. humanum, развивающийся на коже человека как сапрофит, а также из рода *сирольпидиум* (Sirolpidium zoophthorum) — морской гриб, поражающий моллюсков и личинок устриц.

В пределах этой группы имеются особи с различной степенью развития таллома — от одноклеточного до хорошо развитого, нитчатого, в зрелом состоянии разделенного перегородками на многоядерные клетки. Такой таллом может заражать уже несколько клеток хозяина.

Таллом имеет целлюлозную оболочку.

При бесполом размножении образуются зооспорангии: один или несколько, иногда одновременно (расположенные в ряд) или последовательно. В зооспорангиях образуются двужгутиковые зооспоры. Для многих лагенидиевых характерно, что из отверстия шейки зооспорангия зооспоры выходят в пузыре, в котором иногда происходит окончательное формирование и созревание зооспор. У многих видов отмечается д и п л а н е т и з м зооспор.

Половой процесс представляет собой или слияние двух одноклеточных особей, или (у более развитых) оогамию. Зигота превращается в толстостенную покоящуюся спору. Однако у многих видов такая ооспора развивается без полового процесса (партеногенетически).

Из одноклеточных представителей широко распространен гриб из рода *ольпидиопсис* — Olpidiopsis saprolegniae, паразитирующий на сапролегнии. Двужгутиковая зооспора попадает на гифу сапролегнии, одевается оболочкой и переливает свое содержимое внутрь мицелия сапролегнии. Током плазмы хозяина, а отчасти и за счет собственной активности оно переносится обычно в кончик гифы гриба-хозяина, вызывая местное вздутие. Разросшись и одевшись оболочкой, паразит преобразуется в зооспорангий, имеющий шейки (одну или несколько), которые прободают оболочку гифы сапролегнии и выпускают зооспоры (рис. 19). Такой цикл развития повторяется через 2—3 дня. При неблагоприятных условиях питания наступает половой процесс. Две разновеликие особи внутри гифы хозяина, одевшись предварительно оболочками, копулируют. При этом содержимое меньшей особи через отверстие, или пору, образующуюся в оболочке, переходит в бо́льшую, а опустевшая оболочка меньшей клетки остается на поверхности большей клетки (рис. 19). При прорастании покоящихся спор образуются зооспоры.

У близкого вида, паразитирующего на грибах рода ахлия, отмечается д и п л а н е т и з м, как у сапролегниевых грибов. У него же и у некоторых других видов, если зооспора находится вдали от своего хозяина, то она останавливается и прорастает в тонкую, иногда разветвленную, так называемую поисковую гифу.

Другой одноклеточный гриб — Lagena radicicola, паразитирующий в корневых волосках и корнях пшеницы и других злаков, вызывает их увядание. Вегетативное тело этого гриба обычно имеет удлиненную форму и иногда изогнуто. Оно превращается в зооспорангий, открывающийся выводковой трубкой (шейкой), прободающей оболочку корня или корневого волоска. На конце горлышка возникает пузырь, в котором формируются зооспоры (рис. 20).

При половом процессе две близлежащие особи, не отличающиеся друг от друга, сливаются. Содержимое одной из них переходит

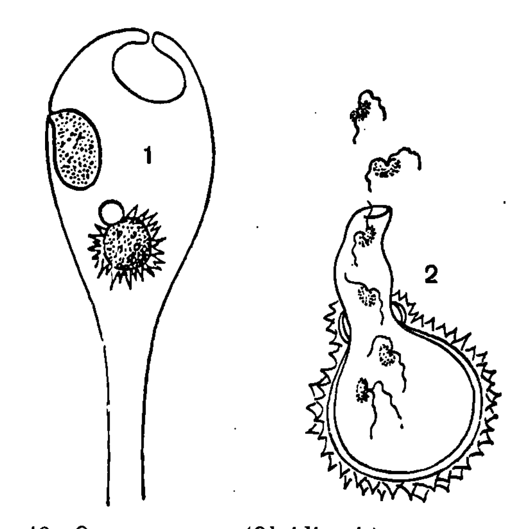


Рис. 19. Ольпидиопсис (Olpidiopsis):

1 — паразит в кончике сапролегнии (вегетативные тела, опустевший зооспорангий и зигота); *2* — прорастание зиготы.

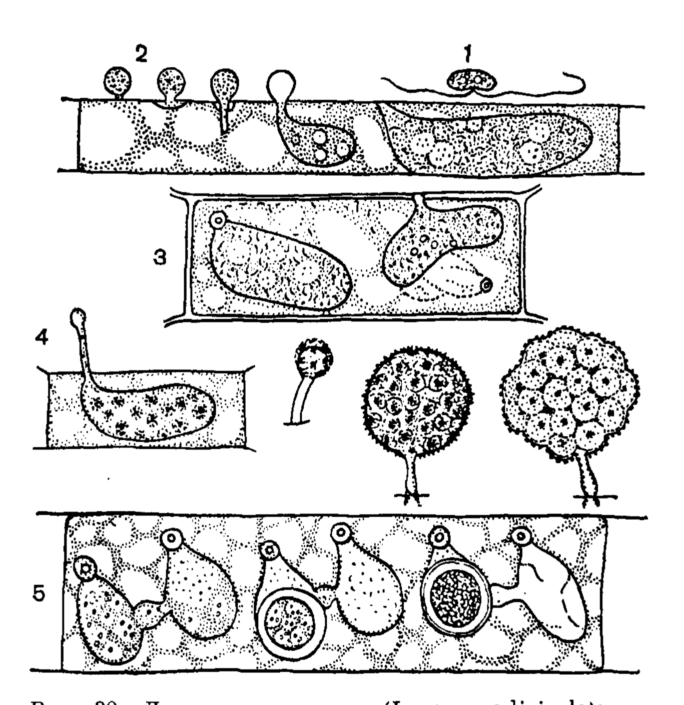


Рис. 20. Лагена радицикола (Lagena radicicola):

1 — зооспора; *2* — внедрение паразита в клетку корня элака; *3* — талломы в клетке корня; *4* — развитие зооспорангия и выход зооспор; *5* — половой процесс.

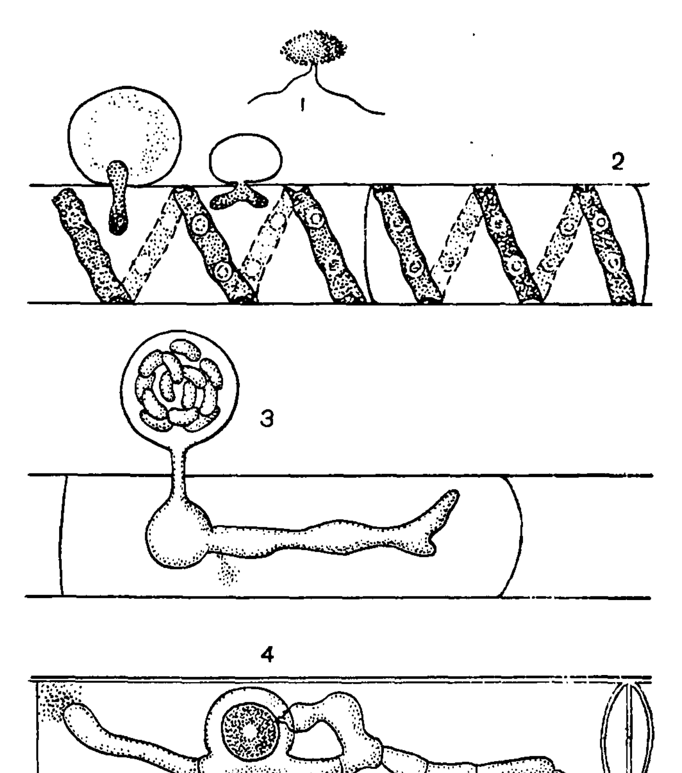


Рис. 21. Лагенидиум (Lagenidium):

1 — зооспора; *2* — проникновение паразита в клетку; *3* — образование и выход зооспор; *4* — половой процесс.

в другую, где и образуется покоящаяся клетка ооспора (рис. 20).

Для рода *лагенидиум* (Lagenidium), представители которого паразитируют главным образом на одноклеточных и нитчатых зеленых водорослях, характерно наличие мешковидного мицелия, образующего короткие ветви. По созревании этот мицелий делится поперечными перегородками на многоядерные клетки, каждая из которых может стать или зооспорангием, или оогонием, или антеридием. Однако у некоторых видов таллом не делится на клетки и образует один зооспорангий или гаметангий. Образование зооспор происходит в пузыре, возникающем на конце шейки (рис. 21). Оогоний и антеридий иногда не резко отличаются друг от друга. У гомоталличных видов они могут сформироваться из соседних клеток таллома, а у гетероталличных — из клеток разных экземпляров. В оогонии дифференцируется одна яйцеклетка. Содержимое антеридия через оплодотворяющий отрог переходит в оогоний, который после этого вздувается, и в этом вздутии покоится одна ооспора, при прорастании которой возникает ростковая гифа, или зооспора (рис. 21).

В пресноводных водорослях или в нематодах паразитируют грибы рода *мизоцитиум* (Myzocytium), вегетативное тело которых имеет перетяжки и образует часто серию зооспорангиев, расположенных в ряд.

Паразитические лагенидиевые, как и многие другие водные грибы, могут быть причиной эпидемий. Так, Petersenia lobata вызывает массовую гибель красной водоросли *сейроспоры* (Seirospora) в Средиземном море, Myzocytium proliferum — гибель спирогиры и т. д.

Происхождение и филогенетические связи лагенидиевых неясны. Возможно, они произошли от питиевых, но редуцировались вследствие внутриклеточного паразитизма.

Грибы с двужгутиковой подвижной стадией (сапролегниевые, лептомитовые, лагенидиевые и др.), по-видимому, имеют иное происхождение, чем грибы с одножгутиковой подвижной стадией. Обе эти группы отличаются параллелизмом хода развития, что представляет собой явление конвергенции.

ПОРЯДОК ПЕРОНОСПОРОВЫЕ (PERONOSPORALES)

Пероноспоровые по сравнению с сапролегниевыми и лептомитовыми представляют собой следующий этап приспособления грибов к жизни на суше. Это довольно древняя группа, возникновение которой относят к палеозойской эре (карбон), наиболее эволюционировавшая среди

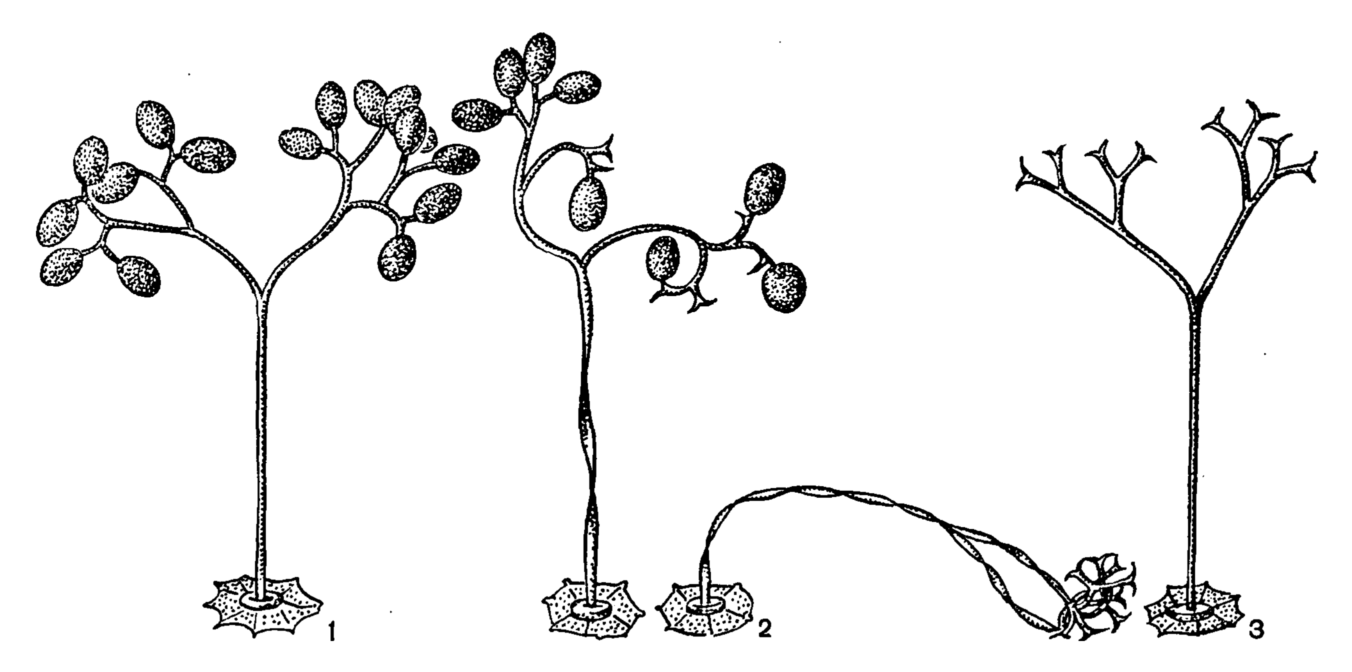


Рис. 22. Механизм разбрасывания конидий спороносцами пероноспоры (Peronospora tabacina):
1 — спороносец, выступающий из устьица; *2* — торзионное движение спороносцев; *3* — спороносец после сбрасывания спор.

оомицетов. В ней насчитывается несколько сотен видов, причем наибольшее их число входит в семейство *пероноспоровых* (Peronosporaceae), представители которого характеризуются более совершенными признаками, тогда как другие семейства содержат значительно меньше видов и эволюционно менее прогрессировали.

Порядок пероноспоровых делят на 3 семейства: питиевые, цистоповые и пероноспоровые.

По приуроченности к среде обитания виды пероноспоровых грибов можно отнести к гидрофилам, зоофилам и фитофилам.

Гидрофилами и зоофилами являются лишь некоторые представители семейства питиевых, тогда как преобладающее большинство видов относится к фитофилам. Соответственно этому у них выработались и различные приспособления для расселения в природе по воздуху, по воде, с помощью животных и человека.

Приспособления для распространения в водной среде сохранились у представителей всех семейств порядка. В цикле развития многих видов имеется стадия подвижных зооспор. Однако водная среда, играющая основную роль в распространении настоящих водных грибов, имеет у пероноспоровых грибов лишь ограниченное значение, обеспечивая только кратковременные связи гриба с водным субстратом.

Представителям родов *питиум* (Pythium), *фитофтора* (Phytophthora), *склероспора* (Sclerospora), *базидиофора* (Basidiophora), *плазмопара* (Plasmopara), *цистопус* (Cystopus) и отчасти *пероноспора* (Peronospora) свойствен особый механизм образования и выталкивания зооспор из их вместилищ — зооспорангиев, которые или отчленяются от спороносцев, или (у наиболее примитивных форм) остаются прикрепленными к несущим их гифам. Типично наземные представители семейства пероноспоровых выработали другие приспособления для распространения в природе. У них известно наличие особых гигроскопических торзионных механизмов. Древовидно разветвленные спороносцы под влиянием даже небольшого изменения влажности воздуха способны к вращению вокруг длинной оси. Вращение сопровождается сбрасыванием созревших спор с ветвей, и последние, подхваченные токами воздуха, переносятся на большие расстояния. Предполагается, что клеточные стенки спороносцев, состоящие у пероноспоровых грибов из целлюлозы, обладают спиральной структурой, и это определяет их торзионные свойства (рис. 22).

Расселение пероноспоровых грибов в природе происходит и при помощи человека. Этим способом в основном распространяются виды, паразитирующие на хозяйственно-ценных, интродуцированных человеком растениях. Клубни, плоды, луковицы, отводки, отдельные органы и целые растения, пораженные этими грибами, разносят своих спутников на дальние поля, в другие страны и на новые континенты.

Не уничтоженные и не обезвреженные остатки таких растений обеспечивают сохранение покоящихся форм пероноспоровых грибов в условиях почвы и возобновление видов из года в год.

Пероноспоровые грибы чрезвычайно широко распространены на земном шаре. Некоторые из них встречаются решительно повсюду, где произрастают высшие растения. К ним относятся, например, цистоповые грибы, обнаруживаемые и за полярным кругом, и в тропиках. При продвижении с юга на север количество видов заметно уменьшается. Благодаря особенностям своего развития и образу жизни наибольшее распространение они имеют в низменностях, где поселяются на равнинах в стациях, примыкающих к рекам, озерам и другим естественным и искусственным водоемам, отличающихся особым микроклиматом, главным образом высокой влажностью. Многие виды обитают в предгорных зонах, отдельные встречаются и в горах, преимущественно в сырых ущельях на теневыносливых растениях. В нижнем горном поясе, примерно до 1000 *м* над уровнем моря, способны обитать грибы довольно большого числа видов. В высокогорьях — в средней, верхней и субальпийской зонах — их заметно меньше. Но иногда Basidiophora entospora и отдельные виды родов Plasmopara и Peronospora поднимаются до высоты 3000—3800 *м* над уровнем моря, в зону, граничащую с вечными снегами. Определенные равнинные виды не поднимаются в высокогорья, а высокогорные виды не спускаются в равнины. Только высоко в горах встречаются, например, Peronospora dipelta и P. gypsophilae. В степях и пустынях также обитает незначительное число видов. Однако и в пустыне зарегистрированы отдельные виды пероноспоровых грибов. В пустынях Средней Азии встречается, например, Plasmopara pygmaea на анемоне, P. consolidae на дельфиниуме, в условиях пустыни центральной части Араратской долины иногда обильно развивается Peronospora effusa и другие виды.

По характеру развития пероноспоровые грибы — эфемеры. Они требуют короткого времени для образования спороношения и затем относительно быстро отмирают, но при помощи своих спор, попавших на благоприятные субстраты, развиваются заново, возрождаясь в новых поколениях, формирующих новые генерации спор, многократно повторяющиеся в течение вегетационного периода.

Наибольшего развития пероноспоровые грибы достигают в ранневесенний, весенний и весеннелетний периоды. В это время года, по существу, во всех зонах обитания нарастает численность видов и частота их появления. Некоторый подъем развития пероноспоровых грибов происходит и осенью, что связано с выпадением обильных осадков и смягчением температурного режима.

Самые ранние находки пероноспоровых грибов в средней полосе нашей страны относятся к апрелю — маю, когда они появляются на анемонах, сныти, дымянке, хохлатке. Преобладающее число видов отмечается в июне, наиболее благоприятном по количеству выпадаемых осадков. На севере в условиях Западной Сибири виды пероноспоровых грибов появляются позднее, обычно в последних числах мая; первыми из них под пологом осинового леса обнаруживаются на сныти Plasmopara aegopodii и на герани P. geranii-pratensis. Большинство видов развивается во второй половине июня, в первой и второй декадах июля, а в отдельные годы и в августе. В Средней Азии пероноспоровые грибы появляются значительно раньше. Даже в начале второй декады февраля можно увидеть Peronospora media, P. lepidii-sativa, P. polygoni, однако столь же быстро, уже через месяц, развитие пероноспоровых грибов затухает, так как они не выносят низкую влажность воздуха и высокую температуру.

У пероноспоровых грибов тело состоит из грибницы, более или менее разветвленной, с гифами, довольно тонкими у представителей одних семейств (2—3 *мкм*) и относительно толстыми у других (7—12 *мкм*). В состав оболочек гиф входит целлюлоза. Мицелий, как правило, в начале развития несептированный, но впоследствии изредка образует перегородки, чаще всего при отделении старых участков гиф от нарастающих новых. Кроме того, на нем всегда возникают перегородки, вычленяющие органы спороношения.

Помимо однолетнего мицелия, у пероноспоровых грибов имеется мицелий многолетний, способный сохраняться в латентном состоянии внутри некоторых органов растений, например в луковицах, семенах и т. п., или продолжать активно развиваться в корнях, стеблях, стволах, ветвях многолетних растений.

У сапрофитных видов грибница стелется главным образом по поверхности субстрата, у паразитных приурочена к жизни в организме хозяина, разрастаясь там локально, в виде отдельного небольшого очага, или распространяясь диффузно по всему растению. Она пронизывает все его органы — корни, стебель, листья, цветки и цветоносы, плоды и плодоножки, семена (семенную оболочку), а иногда и завязь.

В процессе эволюции пероноспоровых грибов и адаптации к водным и наземным условиям существования у них выработались многие ценные приспособительные вегетативные признаки. Для длительного переживания при неблагоприятных условиях среды мицелий фор-

мирует хламидоспоры — образования с относительно толстой оболочкой и с большим запасом питательных веществ.

В оогонии возникает (в отличие от других оомицетов) лишь одна ооспора. Ооспоры, заполняющие (плеротические) оогоний, или ооспоры, не заполняющие (аплеротические) оогоний, у грибов разных видов имеют оболочку различной скульптуры — гладкую, складчатую, бугорчатую, бородавчатую, сетчатую, шиповатую (рис. 23). Известны случаи, когда ооспоры образуются без оплодотворения, партеногенетически.

Своего рода «забота о потомстве» имеется у высших представителей порядка Peronosporales — членов семейств пероноспоровых и цистоповых. У этих облигатных паразитов оплодотворение по месту заложения половых органов обязательно внутреннее, глубинное, при котором зигота оказывается защищенной многими слоями клеток хозяина, тогда как у полупаразитов из семейства питиевых оплодотворение преимущественно поверхностное, наружное, не всегда защищенное покровами питающего растения. Количество закладываемых органов полового размножения обычно очень большое, в результате чего образуется неисчислимое множество ооспор, например у Sclerospora graminicola в листьях могара, S. secalina в листьях ржи, Plasmopara viticola в листьях винограда.

Но у отдельных представителей этого порядка ооспоры образуются не всегда, в небольшом количестве или совсем отсутствуют. Значение ооспор не только в постоянно происходящих процессах видо- и формообразования, но и для сохранения видов в природе. Ооспоры не менее года пребывают в латентном состоянии в остатках пораженных растений, попавших в почву, и часто не активизируются до полного разложения остатков, после чего под влиянием чередования намачивания, высушивания, нагрева и охлаждения они созревают, выходят из состояния покоя и становятся способны к ферментативной деятельности. Они прорастают затем с образованием ростковой трубки или зооспорангия. Этот процесс прослежен у паразитирующего на винограде вида Plasmopara viticola, но у многих видов еще не установлен.

СЕМЕЙСТВО ПИТИЕВЫЕ (PYTHIACEAE)

Питиевые грибы занимают промежуточное положение между водными сапрофитами из семейства сапролегниевых и высокоспециализированными паразитами высших наземных растений из семейства пероноспоровых. Это семейство очень важно для понимания хода эволюции у грибов. На его примере можно наблюдать,

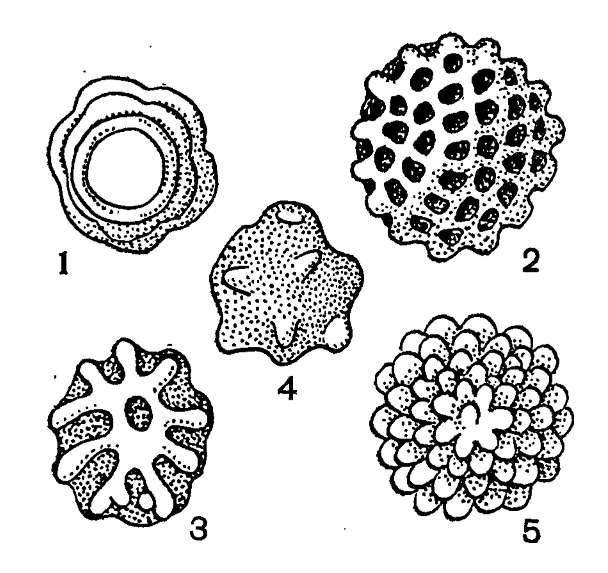


Рис. 23. Ооспоры пероноспоровых грибов:

1 — плазмопара на астрах (Plasmopara asterca); *2* — плазмопара на подсолнечнике (P. helianthi); *3* — пероноспора (Peronospora herniaris); *4* — цистопус (Cystopus tropicus); *5* — цистопус (C. candidus).

каким образом грибы расстались с водной средой и перешли к наземному образу жизни. Поэтому рассмотрение функциональной морфологии этих грибов, их физиологии и экологии представляет большой интерес.

Будучи переходным, это семейство, включающее всего несколько родов, необычайно широко распространено. Питиевые грибы встречаются в морской и пресной воде, в различных почвах и на растениях. Они найдены почти во всех точках земного шара — от Исландии до Южной Австралии, включая тропические зоны Африки, Азии и Америки.

Питиевые — одна из самых представительных групп почвенных грибов. Однако исследовать их истинную распространенность в почве не просто. Они медленно растут на обычных питательных средах и легко вытесняются быстро растущими несовершенными грибами, выделяющими к тому же в окружающую среду антибиотические вещества. Поэтому, если развести почвенный образец в стерильной воде и высеять на обычные для выращивания грибов питательные среды, питиевые грибы обнаружить не удастся.

Для выделения питиевых обычно применяют различные модификации двух методов. Первый метод заключается в добавлении в питательную среду антибиотиков, слабо действующих на питиевые, но подавляющих рост других почвенных грибов (например, полимиксина, пимарицина). Второй метод заключается в использовании ловушек, в которые избирательно переходят питиевые грибы. Такими ловушками

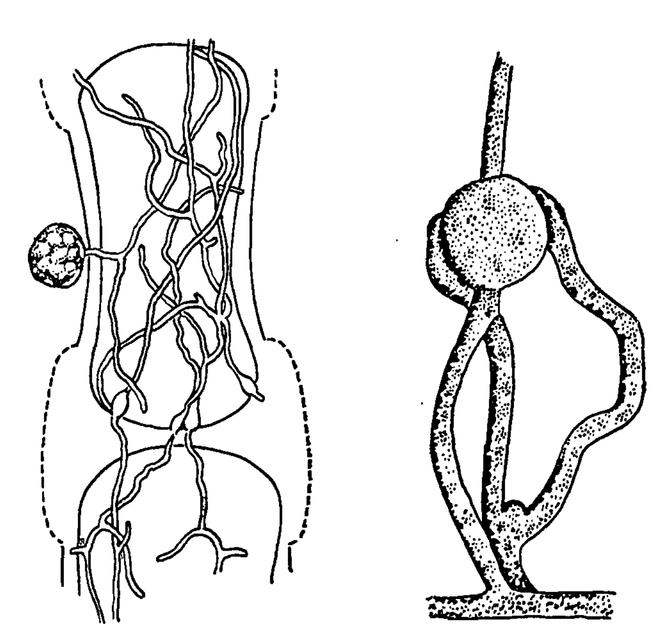


Рис. 24 (слева). Поражение красной водоросли церамиум питиумом (Pythium maritimum):

1 — мицелий внутри клеток водоросли; *2* — освобождение зооспор.

Рис. 25 (справа). Оогонии и антеридии питиума (Pythium fabae).

могут служить простерилизованные с поверхности плоды различных растений (яблони, груши, огурца), наполовину погруженные во влажные почвенные образцы. Если на искусственных питательных средах питиевые растут медленнее большинства почвенных сапрофитов и вытесняются ими, то на живых растениях или их частях скорость распространения питиевых в связи с их паразитическими свойствами довольно высока. Помещая загнившие выше поверхности почвы части плодов на питательные среды, можно выделить из них питиевые грибы многих видов. Таким образом удалось получить объективную оценку истинного распространения питиевых грибов в почвах, причем по числу изолятов они оказались на одном из первых мест среди почвенных грибов.

Образ жизни питиевых грибов так же разнообразен, как и места их обитания.

Обитающие в водной среде грибы питаются главным образом водорослями. Среди них встречаются как сапрофитные, так и паразитические формы. Питиевые грибы паразитируют на многих видах зеленых водорослей (из класса равножгутиковых, сцеплянок и харовых), красных (Porphyra, Ceramium), сине-зеленых (Tolypothrix). Эти паразиты малоспециализированы. Они могут развиваться в клетках водорослей из различных классов и даже отделов, а при искусственном заражении поражают и высшие растения. Например, Pythium adherens паразитирует на водорослях Rhizoclonium hieroglyphicum, Spirogyra crassa, Ulothrix zonatae, Tolypothrix sp. и может заражать кукурузу, горох, помидоры, огурцы. Некоторые водные питиевые грибы встречаются на живых и мертвых беспозвоночных животных (например, на дафнии).

При паразитировании на водорослях мицелий большинства питиевых грибов развивается непосредственно в клетках хозяев, он пронизывает эти клетки и вызывает их гибель (рис. 24). Некоторые виды, однако, воздействуют на свою жертву иначе. Они образуют выросты мицелия — гаустории, которые проникают в клетку хозяина и служат питательным органом. Пораженные клетки дольше остаются живыми, а это выгодно паразиту.

Почвообитающие питиевые грибы, так же как и водные, ведут сапрофитный или паразитический образ жизни. Большинство из них поражают подземные органы высших растений. Более примитивные виды могут неопределенно долгое время находиться в почве в сапрофитном состоянии, питаясь растительными остатками, но при наличии в почве корневой системы растений способны ее поражать. При этом питиевые поражают чаще всего молодые растения, корни которых не покрыты еще хорошо развитыми защитными покровами, а также растения, ослабленные неблагоприятными условиями роста. Пораженные корешки отмирают, а надземные части растения отстают в росте и часто также погибают.

Поражение корней питиевыми грибами носит название корнееда или корневой гнили. Корневой гнилью поражаются всходы сахарной свеклы, хлопчатника, люцерны и деревьев (рис. 29,*1*). Особенно сильно корнеед развивается в годы с холодной и влажной весной, когда корневая система развивается медленно, а отдельные участки корней вследствие недостатка воздуха в переувлажненной почве отмирают. Мертвые клетки не способны к активной физиологической защите и легко заселяются грибами, служа воротами инфекции. Поселившись на отмерших участках корней, паразит питается там и выделяет токсические вещества, которые убивают прилегающие к мертвым живые участки. Таким образом осуществляется продвижение паразита по ткани хозяина. Подобные виды питиевых грибов, так же как и паразиты водорослей, широко специализированы и могут заражать десятки и сотни видов высших растений из разных родов и семейств.

У других видов питиевых паразитические свойства еще более развиты. В отсутствие растений-хозяев они могут находиться в почве лишь в покоящемся состоянии, ибо вегетативный мицелий не выдерживает конкуренции

с сапрофитными почвенными грибами и быстро погибает. Некоторые из них поражают не только корневую систему, но и надземные части растений. Это высокоспециализированные паразиты высших растений. Для заражения такие грибы уже не нуждаются в участках отмерших тканей, а питаются лишь живыми клетками хозяина. Поэтому их мицелий развивается внутри тканей по межклетникам, а в клетках находятся лишь выросты мицелия — гаустории, служащие для питания. Зараженные клетки долго остаются жизнеспособными.

Циклы развития и морфологические особенности питиевых грибов отражают образ их жизни. Вегетативный мицелий одет целлюлозной оболочкой, содержит много ядер и способен к неограниченному росту в питательном субстрате, будь то почва или ткани растения-хозяина. На мицелии образуются органы бесполого и полового размножения. Первые представлены зооспорангиями, в которых развиваются зооспоры. Зооспорангии водных и многих обитающих в почве питиевых представляют собой концы недифференцированных гиф, отделенные от остального мицелия перегородкой. У одних грибов (Pythium dissotocum, P. monospermum) зооспорангии, как и у сапролегниевых, нитевидные; у других (P. debaryanum и фитофтора) зооспорангии округлые или лимоновидные. Паразитические питиевые грибы, мицелий которых развивается внутри тканей хозяина, для распространения зооспор должны иметь особые выросты мицелия — з о о с п о р а н г и е н о с ц ы, выносящие зооспорангии на поверхность субстрата.

Способ прорастания зооспорангиев зависит прежде всего от образа жизни. У всех водных и большинства почвенных грибов оболочка на вершине или сбоку зооспорангия разрывается и его содержимое выходит наружу в виде пузыря, в котором протоплазма разделяется на отдельные участки, превращающиеся в зооспоры. Оболочка зооспорангия при этом остается на мицелии. Такой способ прорастания связан с тем, что выходящие из зооспорангия зооспоры сразу попадают в благоприятные для них условия — в водную среду, в которой они могут активно двигаться и прорастать. У видов, поражающих надземные части растений, зооспорангии формируются на поверхности растений, т. е. в условиях быстрой смены увлажнения и высыхания. Зооспоры, представляющие собой комочки протоплазмы без оболочек, не способны даже короткое время находиться вне капель воды. Поэтому при описанном выше способе прорастания был бы большой риск гибели вышедших из зооспорангиев зооспор в связи с подсыханием листьев.

Прорастание зооспорангиев у подобных видов разделено на два этапа. Сначала зооспорангии в целом виде отделяются от спорангиеносцев. Они имеют плотные оболочки и способны сохранять жизнеспособность и вне капель воды. Зооспорангии разносятся ветром и дождевыми брызгами. Поэтому они способствуют распространению гриба в пространстве (у водных и почвообитающих видов эту функцию несут активно плавающие зооспоры). Выход зооспор из зооспорангиев возможен только в каплях воды и при пониженной температуре, т. е. в условиях, гарантирующих медленное высыхание капель. Вышедшие из зооспорангиев зооспоры движутся непродолжительное время (от нескольких минут до нескольких часов) и прорастают. Если зооспорангии проросли в каплях на поверхности восприимчивых растений, ростки зооспор внедряются в растительные ткани, в иных случаях проросшие зооспоры погибают.

При повышенной температуре (больше 20° С) капли могут быстро высыхать, поэтому у некоторых видов питиевых грибов в процессе эволюции возникла способность к прорастанию отделившихся от зооспорангиеносцев зооспорангиев в таких условиях непосредственно ростковой трубкой, которая внедряется в растительные ткани. Таким образом, в семействе питиевых в зависимости от условий обитания можно наблюдать все варианты бесполого размножения, от типичных зооспорангиев, характерных для водорослей и водных грибов, до конидий, характерных для наземных высших грибов.

После выхода из зооспорангия зооспоры претерпевают три этапа — движение, инцистирование и прорастание.

Движение обеспечивают два жгутика. Обычно зооспоры пассивно движутся с током воды. Однако у многих видов, паразитирующих на корнях высших растений (Pythium aphanidermatum, Phytophthora fragariae, P. parasitica и др.), обнаружено активное движение в направлении корней. Особенно сильно зооспоры привлекаются пораненными участками корней (рис. 26). Известно, что именно такие участки служат воротами инфекции, поэтому движение в их направлении позволяет зооспорам эффективнее осуществлять заражение своих хозяев.

Удалось установить причины привлекающего действия корней. Например, зооспоры P. palmivora активно двигаются в направлении корней кокосовой пальмы. В экстрактах кожуры найден ряд аминокислот, которые, как и корни, привлекают паразита. Поскольку при поранении выделение химических веществ в окружающую среду усиливается, становится понятной причина привлечения зооспор к пораненным участкам корня.

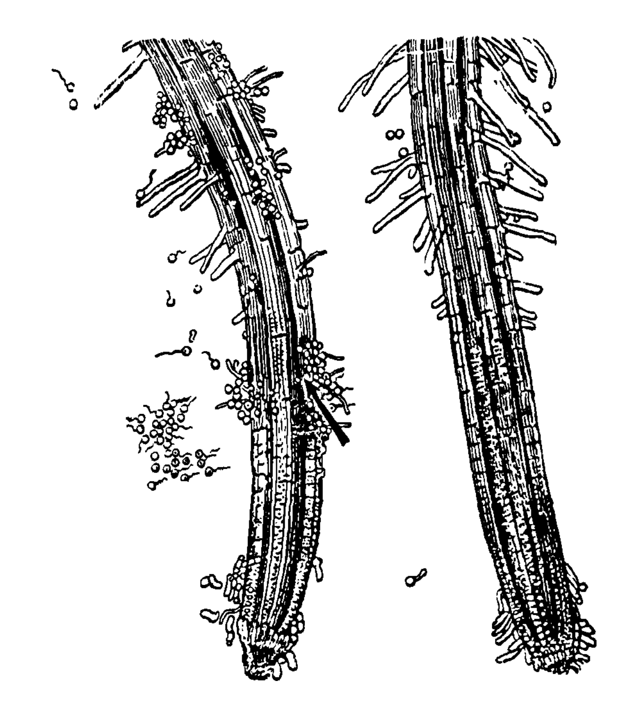


Рис. 26. Привлекающее действие пораненных участков корней для зооспор питиума (Pythium aphanidermatum). Стрелкой указано пораненное место. Справа — непораженный кончик корня.

Помимо химических, зооспоры питиевых грибов могут привлечь и физические факторы. Когда зооспоры P. parasitica помещали в камеры с электродами, наблюдали скопление зооспор у катода. Если электроды заменяли корешками, зооспоры скапливались у корешков. Поскольку корни выделяют слабые токи, возможно, движение по направлению к корням обусловлено электротаксисом, который обнаружен у нескольких видов питиевых грибов.

Значение таксисов для этих грибов, однако, не очень велико. Без помощи токов воды зооспоры могут пройти лишь очень ограниченное расстояние. Например, скорость хемотаксического движения зооспор Pythium aphanidermatum составляет около 2,5 *мм* в минуту. В увлажненной почве, помещенной в чашки Петри, зооспоры Phytophthora cinnamomi достигали кончиков корней, удаленных от них не больше 7 *см*.

После периода движения зооспоры теряют жгутики, округляются и одеваются тонкой оболочкой — инцистируются. Вслед за инцистированием начинается прорастание зооспор ростковой трубочкой.

Органы полового размножения образованы выростами мицелия. Женские органы (оогонии) — шарообразные выросты, а мужские (антеридии) — нитевидные (рис. 25). Кончик антеридия прикладывается к оогонию, их оболочки в месте соприкосновения растворяются, и содержимое антеридия переливается в оогоний. После слияния двух ядер образуется диплоидная ооспора. Она имеет толстую оболочку, много питательных веществ и способна долго сохраняться в неблагоприятных условиях. У некоторых видов питиума установлено, что ооспоры сохраняют жизнеспособность в воздушно-сухой почве больше 12 лет. Прорастают ооспоры зооспорангием или ростковой трубкой.

Многие питиевые грибы гомоталличны, т. е. на одном и том же мицелии образуются как антеридии, так и оогонии. Однако встречаются и гетероталличные виды, у которых для образования половых органов необходим контакт мицелиев разных штаммов. У гетероталличных видов выделяют два изолята — A1 и A2. Ооспоры образуются лишь при совместном росте изолятов A1 и A2. В месте контакта мицелиев кончик гифы одного изолята закручивается и утолщается, давая начало образованию антеридия. Контактирующая с антеридием гифа другого изолята начинает прорастать через него, после чего над антеридием образуется сферическое тело — оогоний. Антеридий у таких видов имеет форму воротничка, окружающего шейку оогония.

Изоляты разных типов спаривания A1 и A2 нельзя назвать мужским и женским. Один и тот же штамм A1 при встрече с одними штаммами A2 образует антеридии, т. е. обладает мужским полом, а при встрече с другими может образовывать оогонии, становясь изолятом женского пола. Следовательно, гетероталличные питиевые грибы потенциально обоеполы, их раздельнополость относительна. Контакт гиф разных типов спаривания лишь стимулирует мицелии к образованию половых органов. Если между мицелиями грибов, относящихся к разным типам спаривания, поместить целлофан, предотвращающий непосредственный контакт между гифами, но позволяющий обмениваться продуктами обмена веществ, гетероталличные изоляты могут превратиться в гомоталличные, т. е. на одном и том же мицелии возникнут антеридии и оогонии, а в дальнейшем и зрелые ооспоры. Следовательно, толчок к образованию половых органов у гетероталличных видов дают химические вещества, проходящие через целлофан.

В семействе питиевых различают несколько родов.

Представители рода *зоофагус* (Zoophagus) имеют нитевидные зооспорангии, отделенные от несущей их гифы перегородкой. Они паразитируют на коловратках и имеют на мицелии специальные короткие разветвления, приспо-

собленные для захватывания коловраток (рис. 27, *1*). В свободном виде они встречаются в воде между нитями водорослей. У грибов из рода *питиогетон* (Pythiogeton) зооспоры формируются в виде недифференцированной массы в длинном пузыре, выходящем из зооспорангия, а ооспоры одеты очень толстой оболочкой. Развиваются они главным образом на погруженных в воду ветках и плодах (рис. 27, *2*).

Благодаря видовому богатству, широте распространения и практическому значению наибольший интерес представляют грибы из родов *питиум* (Pythium) и *фитофтора* (Phytophthora).

Род Питиум (Pythium)

Представители рода питиум имеют тонкий, паутинистый мицелий (толщина гиф 3—6 *мкм*), простирающийся по пищевому субстрату. Большинство водных питиумов обитает в пресной воде, однако Pythium marinum, P. maritimum (рис. 24) и P. reptans встречаются на живых и мертвых морских красных водорослях Ceramium, Porphyra, Bangia.

Pythium marinum живет как паразит и сапрофит морских красных водорослей Ceramium, Porphyra. Мицелий этого гриба заражает клетки водорослей с помощью присосок — а п п р е с с о р и е в — и тянется через много клеток. Вытянутые спорангии пробивают клеточную стенку хозяина и протягиваются на короткие расстояния в воде. Зооспоры образуются в пузыре, выходящем из зооспорангия. Заражение разных видов водорослей ростовыми трубками зооспор происходит по-разному. При заражении водоросли Ceramium гриб образует присоски и тонкую «инфекционную» гифу, развивающую большое давление и, как шило, пробивающую клеточную стенку водоросли. С помощью таких инфекционных структур происходит прорыв оболочки и внедрение паразита в клетку. Оболочка водоросли Porphyra, вероятно, прободается легче, поэтому инфекционных структур в данном случае не образуется.

Большинство пресноводных грибов рода питиум паразитирует на зеленых нитчатых водорослях. Наиболее распространены морфологически близкие виды P. gracile и P. tenue. У первого из них оогонии крупнее, чем у второго (16—20 *мкм* против 7—17 *мкм*), и одеты более толстой оболочкой.

Антеридии и оогонии у P. gracile всегда образуются на разных гифах, в то время как у P. tenue они могут быть и на одной гифе. Оба вида встречаются в клетках спирогиры, где они образуют разветвленный мицелий с обильными половыми органами и ооспорами (рис. 28).

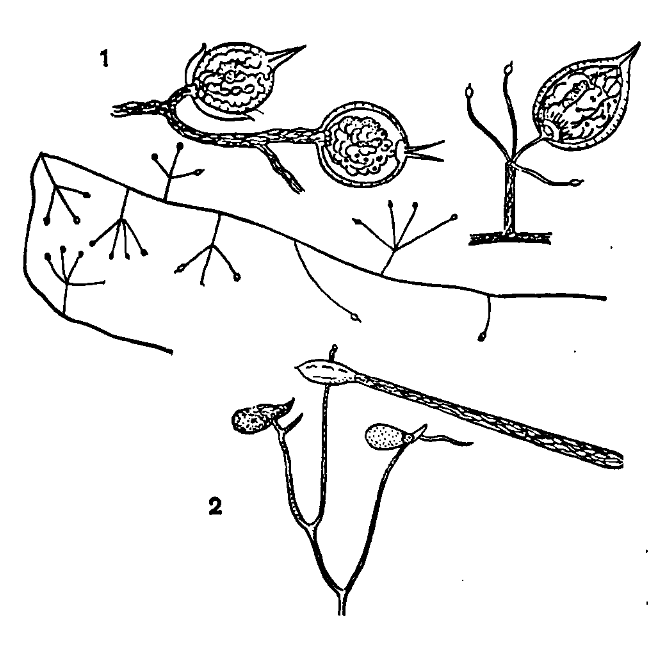


Рис. 27. *1* — мицелий зоофагуса (Zoophagus tentaclum) с ветвями, пронизывающими коловраток; *2* — спороношение питиогетона (Pythiogeton transversum).

Кроме спирогиры, грибы из рода Pythium паразитируют на водорослях Rhizoclonium, Cladophora, Vaucheria, Sphaeroplaea, Chara, Nitella, Chlorococcum и др.

Некоторые виды (например, P. daphnidarum) поражают мелких ракообразных.

Обитающие в почве питиумы поражают корни наземных растений, вызывая корневые гнили. Несколько видов (например, P. marschancia) выделено из мхов, остальные заражают семенные растения.

Из 133 видов питиума около 40 найдено в водной среде, остальные — в почве.

В почве встречается большинство из известных видов этого рода. Круг растений-хозяев, образ жизни и морфология почвообитающих видов очень схожи, поэтому точно определить видовую принадлежность выделенных грибов не всегда удается.

Pythium debaryanum вызывает корневую гниль всходов многих растений. Он описан в качестве паразита на сахарной свекле, огурцах, лесных породах и других растениях в СССР, Западной Европе и Америке. В нашей стране этот гриб особенно вредит сахарной свекле. Поражается преимущественно подземная часть всходов сахарной свеклы. Пораженные ткани буреют и загнивают, растения привядают, семядоли и первые листочки желтеют. Сильное поражение происходит перед «линькой» коры, когда первичная кора отмирает и теряет свои защитные функции. После образования вторичной коры (в фазу двух пар настоящих

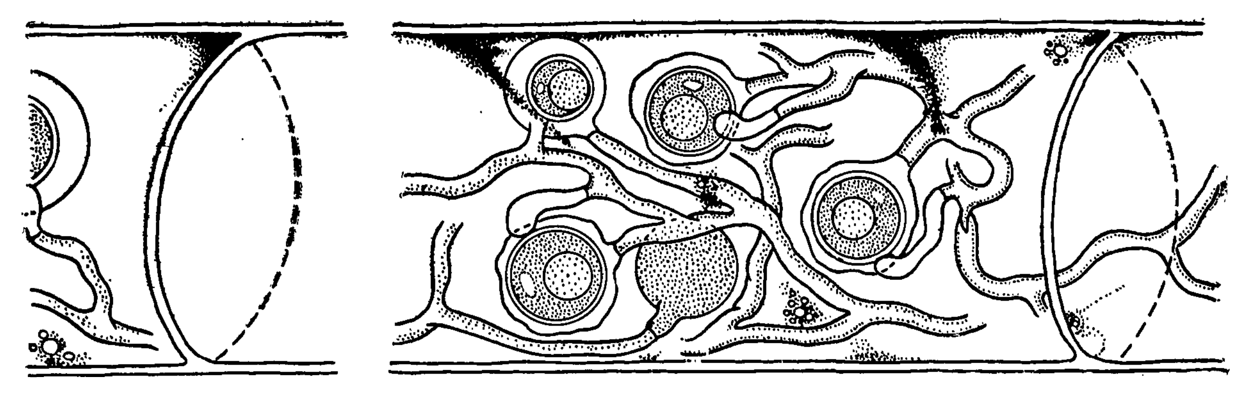


Рис. 28. Мицелий и половые органы питиума (Pythium gracile) в клетках зеленой водоросли спирогиры.

листьев) всходы становятся устойчивыми к заражению. В пораженных тканях образуются органы бесполого и полового размножения гриба (рис. 29).

Долгое время P. debaryanum считался самым распространенным видом этого рода. При более тщательном изучении морфологии питиевых грибов оказалось, однако, что несколько морфологически близких видов встречаются в почве и пораженных растениях чаще, чем P. debaryanum.

Pythium irregulare (табл. 7,*2*) по внешнему виду и паразитической специализации близок к P. debaryanum, отличаясь от него главным образом наличием выростов оболочки оогония

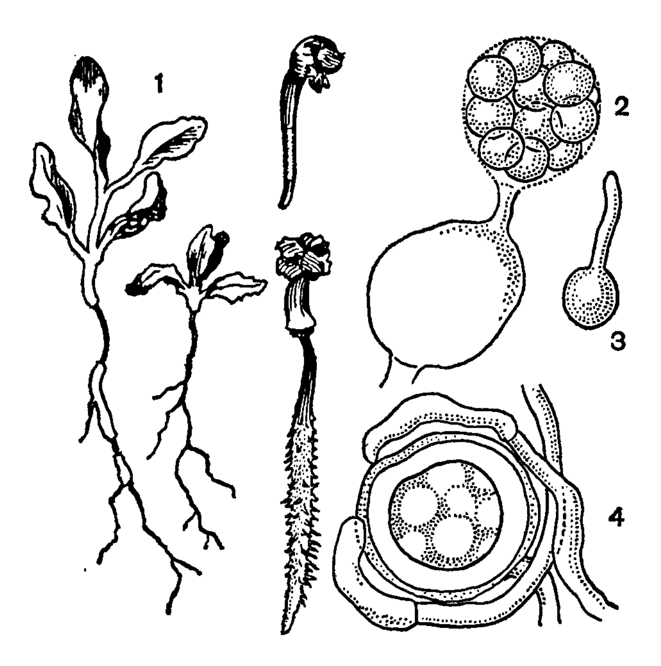


Рис. 29. Питиум (Pythium debaryanum):

1 — поражение проростков и всходов сахарной свеклы корневой гнилью; *2* — выход зооспор из зооспорангия в пузыре; *3* — проросшая зооспора; *4* — оогоний с двумя антеридиями.

(протуберанцев). Особенно вредит этот гриб всходам древесных пород. Например, он чаще других видов питиума выделяется из лесных питомников США и Австралии; из корней пораженных персиковых деревьев в Америке; в СССР выделен из корневой системы сахарной свеклы, которую, в отличие от P. debaryanum, может поражать в течение всего вегетационного периода, вызывая черный сосудистый некроз. У зараженных растений отмирают сосуды листьев и корней, поэтому растения отстают в росте от здоровых и часто загнивают.

P. ultimum имеет сильно разветвленный мицелий. Зооспор не образуется, и зооспорангии прорастают главным образом ростковой трубкой, гриб поражает всходы более 150 видов растений (на всех континентах), среди них — сахарную свеклу, огурцы и другие тыквенные, цитрусовые, лесные деревья. Распространению спор P. ultimum в почве способствуют нематоды — мелкие круглые черви, питающиеся на корнях растений. Есть сведения о том, что этот гриб может вступать в симбиотические отношения с корневой системой ряда растений, образуя микоризу.

P. aphanidermatum (табл. 7,*3*) поражает более 80 видов растений. Особенно сильный вред он наносит злаковым культурам (ржи, овсу), плодовым (яблоне, груше), огурцам, сое, томатам, сахарной свекле и другим растениям.

P. sylvaticum вызывает большой вред в лесных питомниках Европы и Америки, однако поражает также землянику, пшеницу, лен, горох и др. Этот вид гетероталличен, причем показано, что изоляты, на которых формируются оогонии, более патогенны, чем антеридиальные изоляты. Поскольку патогенность большинства питиевых грибов связана с наличием токсина, который выделяется в окружающую среду и убивает зараженные клетки, можно предположить, что оогониальные изоляты выделяют больше токсина, чем антеридиальные.

Род Фитофтора (Phytophthora)

В роде фитофтора насчитывают около 70 видов. По морфологическим, физиологическим и экологическим особенностям этот род занимает промежуточное положение между питиевыми и пероноспоровыми грибами.

Мицелий грибов фитофторы белый, паутинистый. Спорангии обычно лимоновидной формы, зооспоры формируются внутри зооспорангия и выходят через разрыв оболочки, образующейся на вершине зооспорангия. В воде эти грибы не развиваются и могут попасть туда лишь случайно. Большинство из них, подобно почвообитающим питиевым, поражают подземные органы растений и образуют спороношение лишь во влажной почве; зооспоры распространяются почвенными водами. Однако, за редким исключением, грибы фитофторы не могут длительное время существовать в почве, где сохраняются лишь их покоящиеся органы — ооспоры и хламидоспоры. В отличие от питиевых они из почвы, как правило, не выделяются, но их можно легко выделить из пораженных частей растений. Некоторые виды, подобно пероноспоровым грибам, поражают надземные части растений.

Поскольку все фитофторовые грибы ведут активный паразитический образ жизни, у них возникли различные приспособления для паразитирования на высших растениях. На примере рода фитофтора можно совершить увлекательную экскурсию в прошлое и рассмотреть, как проходила эволюция грибов от водных к наземным, от сапрофитов к паразитам. Этот род уникальный в мире грибов в том отношении, что нигде больше морфологически близкие виды настолько сильно не отличаются по физиологии питания и образу жизни. В роде фитофтора длительный процесс эволюции паразитизма развернут как бы в одной плоскости.

Самые примитивные паразиты из этого рода могут длительное время существовать в почве, заселяя, подобно питиевым грибам, растительные остатки. Они заражают растения через раны, выделяют сильные токсины, разрушающие клетки и ткани хозяев. Поскольку они питаются уже частично разрушенными тканями и даже растительными остатками, им почти безразличен вид растения-хозяина; поэтому они поражают все, что попадается на пути.

Специализация их в отношении видов растений-хозяев очень широкая, как и у видов рода питиум. Однако, в отличие от последних, они характеризуются и широкой специализацией в отношении поражаемых органов и тканей. Грибы рода питиум в основном поражают лишь подземные органы, как бы боясь расстаться с привычной средой обитания — почвой. Фитофторовые приобрели способность поражать не только корни, но и листья, плоды, кору, камбий, т. е. практически любые органы и ткани. Однако мицелий их, развиваясь внутри тканей, прободает клетки хозяев и вызывает их гибель. Выделяемые этими грибами токсины разрушают окружающие клетки, поэтому зараженная ткань обычно загнивает, а спороношение гриба образуется на отмерших тканях, попадающих в почву, как и у представителей питиума.

Следовательно, гриб из почвы заражает растение-хозяина, быстро убивает его и возвращается в почву, совершая как бы отдельные набеги на соседние территории, но не задерживаясь там после их разграбления. Такие набеги вызваны стремлением уйти от конкуренции с многочисленными почвенными микроорганизмами. Ведь почва буквально насыщена сапрофитными микроорганизмами (в 1 *г* почвы обитают миллионы бактерий и актиномицетов, десятки и сотни тысяч зародышей грибов). Всем им нужны богатые органическим веществом растительные остатки; многие микроорганизмы выделяют антибиотики, губительно действующие на соседей.

Осваивая ткани и органы растений, недоступные в связи с наличием защитных свойств большинству почвенных сапрофитов, гриб приобретает для себя несомненные преимущества. Но для этого надо, чтобы его хозяин не погибал как можно дольше. На место кратковременных набегов с разграблением соседних территорий приходит длительная их колонизация. На примере рода Phytophthora можно наблюдать, как это происходит. У некоторых видов появляется способность к специализированному заражению живых тканей. Вместо ран воротами инфекции становятся устьица. Мицелий развивается между клетками, а для питания появляются специализированные выросты мицелия — гаустории. Пораженные клетки в результате этого дольше остаются живыми. Но за эти преимущества паразит расплачивается дорогой ценой. Чтобы не убивать своего хозяина, гриб неизбежно должен был потерять самые агрессивные орудия нападения — токсины и гидролитические ферменты, разрушающие растительные ткани. Находясь в среде, богатой готовыми органическими веществами, паразит частично утрачивает способность самостоятельно синтезировать их из более простых продуктов; не испытывая конкуренции со стороны других микроорганизмов, он разучился бороться с ними. Поэтому возврат в почву стал для таких паразитов невозможен, что еще более усилило зависимость их от растений-хозяев. Поскольку обмен веществ у неродственных растений различен, а паразит утратил свое ферментативное

богатство, произошло сужение паразитической специализации до отдельных семейств и даже родов высших растений. Все эти переходы можно наблюдать у отдельных представителей фитофторы.

Таким образом, род фитофтора можно считать мостом, соединяющим примитивных паразитов из рода питиум с высокоспециализированными паразитами семейства пероноспоровых. В этом роде осуществлены почти все эволюционные завоевания морфологического и физиологического характера, сделавшие фитофтору одним из самых процветающих паразитов высших растений.

Фитофтора широко распространена по земному шару и встречается почти во всех климатических зонах. Наиболее богаты ее видами тропические и субтропические области, которые надо считать центрами возникновения рода. Для умеренного пояса наибольшее распространение и практическое значение имеют виды Phytophthora infestans и P. cactorum, для субтропиков — P. parasitica, для тропиков — P. palmivora и P. cinnamomi.

Пожалуй, нет среди грибов другого, столь трагически известного гриба, как P. infestans. Это единственный гриб, о котором есть сведения, в каком году он появился в каждой стране, в каком месяце и даже какого числа появилась болезнь, им вызываемая. Этот гриб оказал трагическое влияние на судьбу целой нации. Написанных о нем книг и статей достаточно, чтобы занять целую библиотеку. И сейчас, несмотря на то что его, казалось бы, обуздали, он время от времени дает о себе знать и вызывает опустошительные вспышки болезни, которую разные народы называли «картофельной гнилью», «картофельной чумой» и «холерой».

Картофель, как известно, был завезен в Европу из Америки. Вскоре в странах Северо-Западной Европы он стал основным продуктом питания бедных слоев населения. О том, как важен был картофель для бельгийских шахтеров, свидетельствует, например, известная картина Ван-Гога «Едоки картофеля». В Европе картофель ежегодно давал высокие стабильные урожаи. Одной из причин этого было отсутствие болезней, которые он оставил на своей родине — в Центральной и Южной Америке. Картофельная болезнь появилась почти одновременно в США и в Европе (1842—1843). Возможно, ее привезли из Перу в связи с массовым вывозом чилийской селитры, начавшимся в 1840 г., а в 1844 г. болезнь уже была зарегистрирована в Бельгии, Франции (Лилль), Англии (Кент и Суссекс) и Шотландии. Но сухое лето не способствовало ее распространению. 1845—1846 годы стали драматической вехой в судьбе народов Северо-Западной Европы.

В середине июля 1845 г. был поражен картофель на всей территории Фландрии и прилегающих областях Франции и Голландии. Августовские бельгийские газеты уже были заполнены статьями о новой болезни картофеля. Затем болезнь перешла в Люксембург и по долинам Роны и Рейна — в Швейцарию. В середине августа наблюдалось массовое поражение картофеля в окрестностях Парижа. Положение складывалось настолько серьезным, что члены Французской Академии наук были отозваны из отпусков.

В середине августа болезнь распространилась в районы нижнего Рейна и Южной Англии. Первое сообщение о картофельной гнили в Ирландии было опубликовано в дублинской вечерней газете 6 сентября. Вначале там не придавали большого значения болезни, но при уборке урожая в октябре выяснилось, что большинство клубней гнилые. Это вызвало панику.

В том же году болезнь распространилась на восток — в Пруссию, Польшу и Скандинавию, однако потери здесь вследствие сухой осени были невелики.

В следующем году болезнь появилась сначала в Ирландии и распространялась там со скоростью 50 миль в неделю на восток и северо-восток. Уже в начале августа большинство посевов погибло.

На территории России первые сообщения о картофельной гнили появились в Прибалтике, где в 1846—1847 гг. болезнь вызвала гибель большинства посевов картофеля. Затем она распространилась в Белоруссию и Северо-Западную Россию.

Картофельная болезнь принесла в Европу голод и нищету. Особенно сильно она отразилась на судьбе Ирландии. В 1845 г. население Ирландии составляло около 8 млн. человек. Из них для 6 млн. картофель занимал по крайней мере половину пищевого рациона, а остальные питались почти исключительно картофелем. Лишившись его, люди лишились единственного источника существования. Очевидцы описывают селения, жители которых походили на обтянутые кожей скелеты; у них не было даже сил подниматься с постелей. Некоторые селения полностью вымерли. Вид гниющих растений вызывал у населения ужас. Бедствие усугублялось тем, что люди боялись употреблять в пищу пораженные клубни. За голодом последовали его неминуемые спутники — инфекционные болезни. Началась массовая эмиграция оставшихся в живых ирландцев в Англию и США. К 1851 г. население Ирландии уменьшилось на 2 млн. человек. «Что значит золотуха,— писал Ф. Энгельс,— в сравнении с тем голодом, который постиг в результате болезни картофеля Ирландию и который свел в могилу миллион

питающихся исключительно или почти исключительно картофелем ирландцев, а два миллиона заставил эмигрировать за океан!» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 7, с. 12). К. Маркс в статье «От февраля до июня 1848 года» оценил вспышку картофельной болезни как «событие мирового значения» (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, с. 497).

Загадку таинственной картофельной болезни разрешил А. де Бари, установивший инфекционную природу заболевания, описавший возбудителя и цикл его развития. Название, которое дал де Бари возбудителю, в переводе на русский язык означает «пожиратель растений инфекционный».

Возбудитель картофельной болезни — гриб Phytophthora infestans (рис. 30, табл. 6) — развивает внутри листьев картофеля межклеточную грибницу с гаусториями. Питаясь тканями листа, он вызывает образование темных пятен, которые во влажную погоду чернеют и загнивают. При сильном поражении отмирает весь лист (табл. 6). Сначала погибают нижние листья, а затем болезнь захватывает и все растение. После периода питания на грибнице образуются выросты — спорангиеносцы, которые высовываются наружу через устьица (табл. 6,*4*). Во влажную погоду они образуют налет белого цвета вокруг пятен с нижней стороны листьев (табл. 6,*2*). На концах спорангиеносцев формируются лимоновидные зооспорангии, которые отрываются и разносятся ветром или брызгами дождя. Попадая в капли воды на поверхности листа картофеля, спорангии прорастают шестью — восемью зооспорами, которые после периода движения округляются, покрываются оболочкой и прорастают ростковой трубкой (рис. 30, *1*—*4*). Росток через устьице проникает в ткань листа (рис. 30,*5*). При благоприятных условиях (прохладная дождливая погода или сильные росы) время от заражения до образования нового спороношения составляет всего 3—4 дня. Так как вокруг одного пятна образуются тысячи зооспорангиев, можно понять, насколько быстро распространяется болезнь в посевах картофеля.

Попадая на землю, спорангии профильтровываются через верхние слои почвы и вызывают заражение формирующихся клубней. Массовое заражение клубней происходит во время уборки, при соприкосновении пораженной ботвы с пораненными участками клубней. На клубнях болезнь проявляется в виде свинцово-серых пятен. Ткань клубня под пятном буреет, но не размягчается (табл. 6,*2*). Иногда побурение захватывает значительную часть клубня. Такие клубни во время хранения сгнивают. Пораженные клубни подвержены сильному заражению

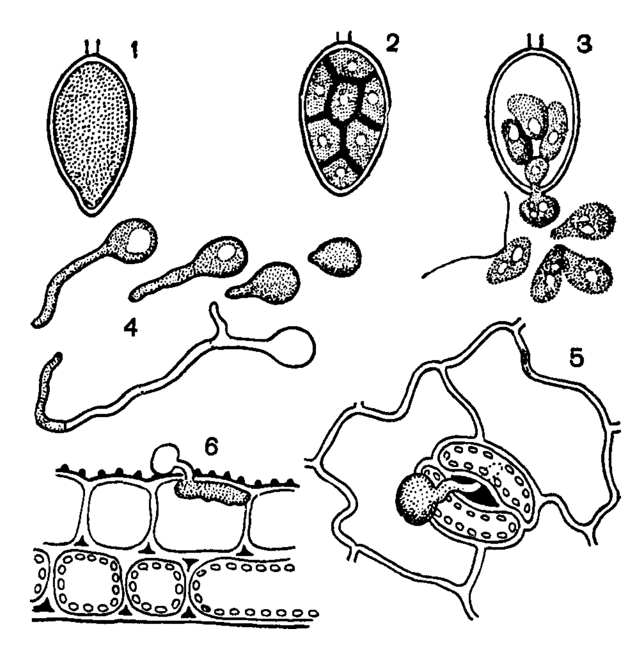


Рис. 30. Возбудитель картофельной болезни — фитофтора (Phytophtora infestans):

1—*3* — стадии прорастания зооспорангия; *4* — прорастание зооспор; *5* — внедрение через устьице; *6* — внедрение в ткань листа через кутикулу.

различными бактериями и грибами, что усиливает вредоносность фитофтороза.

Инфекция сохраняется в слабо пораженных клубнях, при высадке которых в поле на ростках образуется спороношение гриба. Однако долгое время гриб почти не размножается, и лишь в июле — августе наблюдается массовое развитие болезни. В почве спорангии и мицелий долго сохраняться не могут и быстро погибают, поэтому почвенная инфекция не играет большой роли.

P. infestans — гетероталличный гриб, т. е. для образования половых органов необходимо слияние изолятов A1 и A2. В Европе, однако, гриб развивается только в бесполой стадии и ооспор не образует. Половой процесс обнаружен лишь на его родине — в Мексике, где найдены оба типа спаривания. Все европейские и североамериканские изоляты относятся к одному типу — A1, что обусловливает невозможность образования ооспор. Почему, несмотря на интенсивный обмен, изоляты типа A2 не попали до сих пор из Мексики даже в США, остается загадкой. Вероятно, эти изоляты неоднократно попадали в другие зоны, но условия не способствовали их существованию. Гриб сформировался в Мексике, природные условия которой лучше всего благоприятствуют его развитию. В горных районах Мексики есть долина Толука, которую П. М. Жуковский назвал «санаторием для фитофторы».

В Толуке длинные (12 *ч*) холодные и влажные летние ночи. Во второй половине дня почти ежедневно идут ливневые дожди. Зимы сухие и теплые. Ооспоры гриба могут там сохраняться в течение всей зимы в почве. Прорастающие ооспоры заражают всходы картофеля на уровне почвы. Массовое поражение наблюдается уже через 40 дней после посадки картофеля (в Европе — не раньше, чем через 90—100 дней). Поэтому в Толуке создана научная станция по изучению фитофтороза картофеля.

Кроме картофеля, гриб поражает томаты и некоторые сорные пасленовые. Поражение томатов может быть не менее сильным, чем картофеля. Гриб поражает листья и плоды, на которых возникают бурые пятна, делающие плоды непригодными в пищу (табл. 6,*3*). Сильный вред томатам болезнь приносит на Дальнем Востоке, где муссонные дожди способствуют ее развитию, а также на северо-западе СССР и в районах поливного овощеводства Украины и Закавказья.

Борьба с фитофторозом картофеля и томатов ведется в двух направлениях: химической защитой и выведением устойчивых сортов.

В годы первой вспышки картофельной болезни (в 1845—1846 гг.) газетный корреспондент из Уэльса сообщил, что картофельной гнили нет на полях, расположенных вблизи медеплавильных заводов, между тем как на полях, удаленных от медеплавилен, картофель превратился в вонючую гниющую массу. Однако прошло еще много лет, пока опрыскивание ботвы картофеля смесью медного купороса с известью (бордоской жидкостью) стало общепринятым. Помимо бордоской жидкости, сейчас в борьбе с фитофторозом картофеля употребляют много новых фунгицидов (веществ, убивающих грибы). Химическая обработка всегда уменьшает зараженность и гарантирует получение удовлетворительного урожая даже в благоприятные для развития болезни годы. Но это повышает трудоемкость выращивания картофеля, удорожает его и вызывает накопление в почве и клубнях остатков вредных химических веществ.

Другой путь защиты от болезни — селекция устойчивых сортов картофеля. Ее история начинается с экспедиций Н. И. Вавилова в Центральную и Южную Америку за дикими видами картофеля. Мексика оказалась уникальным источником устойчивых к фитофторозу видов. Здесь на совместной родине хозяина и паразита сформировались высокоиммунные виды, скрещивание которых с культурным картофелем привело к созданию устойчивых сортов.

Казалось, проблема картофельной гнили, столь долго волновавшая мир, решена. Но через несколько лет начали поступать сообщения о том, что новые сорта тоже стали поражаться болезнью. Начались тщательные исследования причин потери устойчивости, приведшие к обнаружению высокой лабильности гриба, популяции которого не однородны, а состоят из различных по вирулентности рас.

Выращивание устойчивых сортов привело к тому, что расы, способные их заражать, быстро размножились и вызвали массовое их поражение. Снова селекционеры принялись за работу и вывели сорта, устойчивые к более вирулентным расам. Увы! Успех опять оказался лишь временным. Такое соревнование между человеком и грибом продолжается до сих пор. Борьба с грибом оказалась более сложной, чем предполагалось раньше. Но уже появились новые идеи в селекции, новые фунгициды. Давно ушли в безвозвратное прошлое трагические эпифитотии середины XIX в. Несомненно, в будущем вредоносность болезни будет сведена до минимума.

Гриб Phytophthora cactorum (табл. *7*) впервые был описан как паразит декоративных кактусов в Германии в 1875 г. Существует мнение, что он перешел на декоративные растения американского происхождения от сапрофитного образа жизни или раньше поражал сорные растения в Европе. В 1904 г. в Швейцарии было обнаружено поражение P. cactorum яблонь и груш, а в 1912 г.— земляники. В 1922 г. гриб был найден в Югославии, в 1933 г.— в Швеции, в 1934 г.— в Дании и в 1938 г.— в США. В СССР поражение земляники было впервые обнаружено в 1950 г., а яблони — в 1957 г.

В отличие от высокоспециализированного паразита, каким является P. infestans, этот гриб находится на самом низком уровне паразитической специализации. P. cactorum — раневой паразит, образующий сильные токсины. Его мицелий проходит внутри тканей хозяина как межклетно, так и через клетки, не образуя гаусторий. Гриб очень широко специализирован, поражая 83 рода высших растений из 44 семейств, однако все же отмечена наибольшая приуроченность его к поражению розоцветных (поражается 13 видов), бобовых (11 видов) и сосен (10 видов). Злаки совершенно не поражаются. Особой приуроченности к поражению каких-либо органов гриб не имеет, вызывая корневые гнили всходов (особенно у сосен), гнили корней (у бобовых), гнили основания стебля (у лилий), гнили коры и плодов (у розоцветных), гнили сердцевины и почек (у рододендронов, пионов).

Наибольшее практическое значение имеют поражения грибом плодовых и ягодных растений из семейства розоцветных в умеренной зоне. На землянике фитофтора вызывает кожистую гниль, при которой плоды становятся бурыми и горькими. Пораженная ткань ссы-

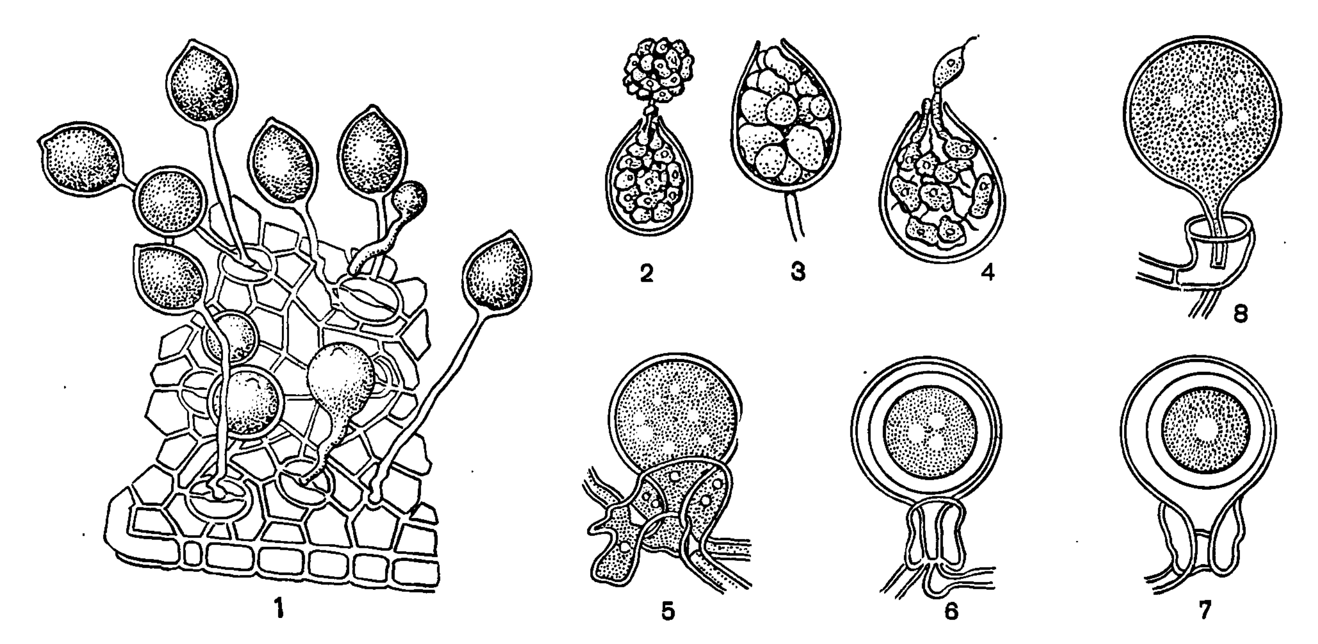


Рис. 31. Фитофтора (Phytophtora parasitica):

1 — спорангиеносцы со спорангиями, выходящими через устьица; 2—4 — прорастание зооспорангиев; 5—8 — стадии образования ооспор.

хается, поверхность становится кожистой и покрывается густым белым налетом. На яблонях гриб вызывает раковые трещины коры у основания ствола, гниль корней, листьев и плодов.

P. parasitica — также очень широко специализированный гриб, поражающий растения 72 родов из 42 семейств. Но, в отличие от P. cactorum, он образует межклетный мицелий с гаусториями, т. е. стоит на более высоком уровне паразитической специализации.

P. parasitica (рис. 31) — наиболее широко распространенный представитель рода фитофтора, но самый большой ущерб он вызывает в субтропических странах. Несмотря на широкую специализацию, замечается некоторая приуроченность гриба к пасленовым растениям (отмечен на восьми видах пасленовых в 40 странах). Наибольшее экономическое значение имеют вызываемые этим паразитом гнили корней и стеблей у томатов, табака и перцев. Кроме того, гриб может вызывать также сильные поражения тыквенных растений, хлопчатника, цитрусовых, папайи и др. В умеренной зоне он может причинять большой урон культуре томатов в оранжереях. Ооспоры и хламидоспоры этого гриба сохраняются в почве.

P. palmivora — один из самых распространенных паразитов тропических растений. Он поражает 51 род из 29 семейств высших растений, вызывая гнили корней и плодов папайи и хлебного дерева на островах Тихого океана, гниль какао в Бразилии, Мексике, Гватемале, Нигерии и на Ямайке, гниль гевеи на Шри Ланка, в Малайе, Бразилии и Коста-Рике, гниль пальм в Африке и Юго-Восточной Азии, гниль цветков берберы в Индии, гниль перца в Южной Америке и Юго-Восточной Азии. Особенно страдают от этого гриба кокосовые пальмы. Он поражает их листовые влагалища, которые буреют, загнивают и покрываются во влажную погоду налетом спороношения гриба. Очень сильно поражается папайя на Гавайских островах. Паразит вызывает гниль корней папайи. В сезон дождей обильный налет зооспорангиев и хламидоспор покрывает нижнюю часть ствола и плоды, которые, падая на землю, вносят в почву инфекцию. Оттуда зооспоры могут попасть на молодые корни соседних растений и заразить их.

Другой способ распространения спор гриба — не через почву, а по воздуху. Было обнаружено, что плодовые мушки дрозофилы охотнее питаются загнившими плодами папайи, нежели здоровыми. На своем теле эти насекомые распространяют спорангии гриба.

Несмотря на широкую специализацию, P. palmivora стоит на более высокой степени паразитической специализации, чем P. cactorum. У P. palmivora мицелий развивается межклетно с гаусториями. Гриб гораздо слабее связан с почвой и способен распространяться по воздуху, да и широта специализации, возможно, кажущаяся. Есть много данных о том, что P. palmivora — сложный вид, состоящий из морфологически одинаковых штаммов, которые, однако, специализированы к различным

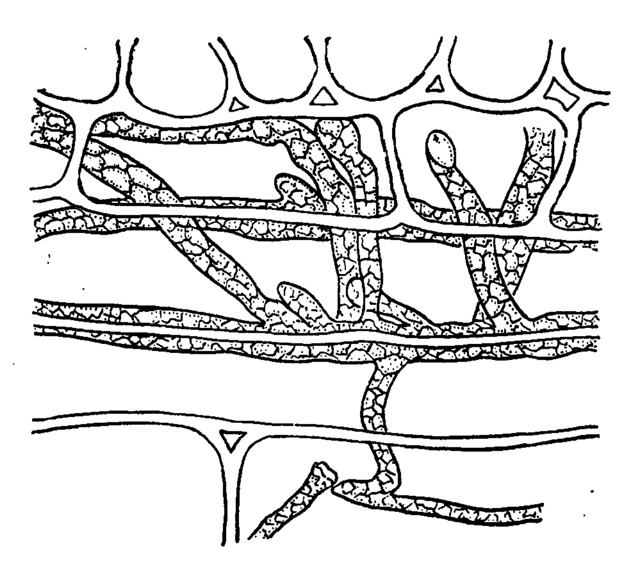


Рис. 32. Внутриклеточный мицелий фитофторы (Phytophthora cinnamomi) в тканях корицы.

видам хозяев. Это такой момент в процессе эволюции паразитизма, когда распадение широкоспециализированного вида на отдельные узкоспециализированные формы не привело еще к появлению морфологических различий между ними, т. е. специализированные формы не обособились еще до ранга отдельных видов.

Разделение P. palmivora по физиологической специализации было впервые сделано американским микологом Э ш б и, который в 1922 г. выделил 2 группы — с гевеи и какао. Изоляты с какао лучше заражали какао, чем гевею, а изоляты с гевеи, наоборот, лучше заражали гевею. После того как у P. palmivora был установлен гетероталлизм, нашли, что штаммы с гевеи чаще относятся к группе A1, а штаммы с какао — к группе A2.

В дальнейшем оказалось, что специализацией обладают и изоляты с других видов растений. Например, изоляты, выделенные из перца, при искусственном заражении могли заражать лишь разные виды перца. Ни один из 43 испытанных видов растений, относящихся к 20 семействам, не заразился. Это свидетельствует о наличии узкоспециализированных групп внутри широкоспециализированного вида.

P. cinnamomi — один из самых активных грибных паразитов растений. Впервые был описан в качестве паразита корицы и авокадо на Суматре, однако в настоящее время с помощью человека распространился по всему земному шару. Гриб поражает 212 видов, относящихся к 117 родам из 48 семейств папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Большинство его хозяев — тропические и субтропические растения (авокадо, корица — рис. 32, орхидеи и др.), но, попав в более умеренные зоны, гриб вызвал разрушительные болезни местных растений, такие, как корневая гниль всходов сосны в США и Новой Зеландии, чернильная болезнь каштана (поражение камбия) в Европе, гниль грецкого ореха в США и Европе, гниль рододендрона, азалии, вереска и других растений во многих частях света. В СССР P. cinnamomi обнаружена в Грузии, где она поражает пробковый дуб, грецкий орех и хинное дерево. Растения некоторых видов иммунны к P. cinnamomi. Например, сеянцы цитрусовых за один год устраняют инфекцию из сильно зараженной почвы. Этот гриб имеет некоторые свойства, сближающие его с сапрофитными почвенными грибами, т. е. находится на невысокой ступени паразитической специализации. В отличие от большинства видов фитофторы он может некоторое время развиваться в почве, ведя там сапрофитный образ жизни. Во влажной почве при ее естественном заражении гриб без своих растений-хозяев может сохраняться больше шести лет, а в воздушносухой почве погибает через 3 месяца. В почве сохраняются мицелий и хламидоспоры. Ооспоры образуются лишь на пораженных корнях. Органы бесполого размножения — зооспорангии — возникают редко. Для их образования необходимо стимулирующее воздействие выделений некоторых почвенных микроорганизмов, поэтому в стерильных условиях на искусственных средах они почти никогда не образуются.

СЕМЕЙСТВО ПЕРОНОСПОРОВЫЕ (PERONOSPORACEAE)

Это наиболее крупное семейство порядка пероноспоровых, содержащее наиболее высокоорганизованных представителей. По своим чертам семейство значительно отличается от предыдущих. Все виды — наземные формы, поселяющиеся исключительно на живых растениях. Все они — облигатные паразиты, поражающие при благоприятных условиях растения в любом возрасте и активно воздействующие на своего хозяина в течение вегетационного периода. В остатках пораженных растений, находясь в латентном состоянии, они доживают до следующего вегетационного периода и таким образом возобновляются из года в год.

Связи пероноспоровых с питиевыми можно усмотреть не только в морфологической близости, но в некоторых биологических особенностях видов, например в способности (правда, немногих представителей) заселять корни растений (Plasmopara helianthi, Peronospora ficariae). Сохранившаяся в цикле развития отдельных видов стадия зооспор также свидетельствует об этих связях. Большинство же грибов семейства пероноспоровых заселяют листья растений,

в ряде случаев цветки (Peronospora corollae, P. radii).

Семейство представлено пятью родами — Basidiophora, Sclerospora, Plasmopara, Peronospora, Bremia. Основные особенности строения органов бесполого размножения те же, что и у других пероноспоровых,— отсутствие особых приспособлений для защиты от вредного воздействия факторов среды (нагрева, охлаждения, инсоляции и т. п.). Роды в структурном отношении четко различаются. Общая для всех черта (за исключением Basidiophora) — древовидная форма спороносцев. Структурные признаки указывают на наличие двух основных направлений морфогенеза этих грибов в процессе эволюции, обусловивших родовое разнообразие. Одно из них — это усложнение ветвления спорангиеносцев от простого и беспорядочного к более сложному и четко выраженному (Sclerospora, Plasmopara, Peronospora); другое — появление новой, особой структуры спороносца с расширенной вершиной (неразветвленного у Basidiospora и разветвленного у Bremia). Первое направление морфогенеза возникло, несомненно, ранее второго, что можно заключить по его более примитивным показателям и приуроченности видов к паразитированию на цветковых растениях таких семейств, как лилейные, злаковые, лютиковые и др.; второе — значительно позже, что явствует из специализации видов Basidiophora и Bremia в пределах наиболее высокоорганизованного из цветковых растений семейства сложноцветных.

Грибы семейства пероноспоровых появляются ранней весной на семядольных листьях еще слабых всходов растений, а затем на настоящих листьях, цветках, плодах, реже на стеблях и корнях, вызывая иногда местное поражение, но чаще болезнь всего растения. Присутствие гриба обнаруживается в виде светло-зеленых, угловатых или расплывчатых, постепенно буреющих пятен на верхней стороне листовых пластинок и войлочного налета белого, серого, серовато-фиолетового или серовато-ржавого цвета на нижней. При диффузном поражении растения гриб сильно угнетает процессы его роста. Больное растение превращается в карлика, малооблиственного и неплодоносящего; оно недолго вегетирует и обычно вскоре засыхает. Распространение грибов и заражение ими растений происходит в течение всего вегетационного периода, однако жаркая и сухая погода не только задерживает, но и исключает развитие паразитов. Повышенная влажность воздуха и умеренная температура способствуют нашествию пероноспоровых грибов на растения в полях, лугах, лесах и зачастую ведет к значительному преобладанию их над другими видами паразитных грибов.

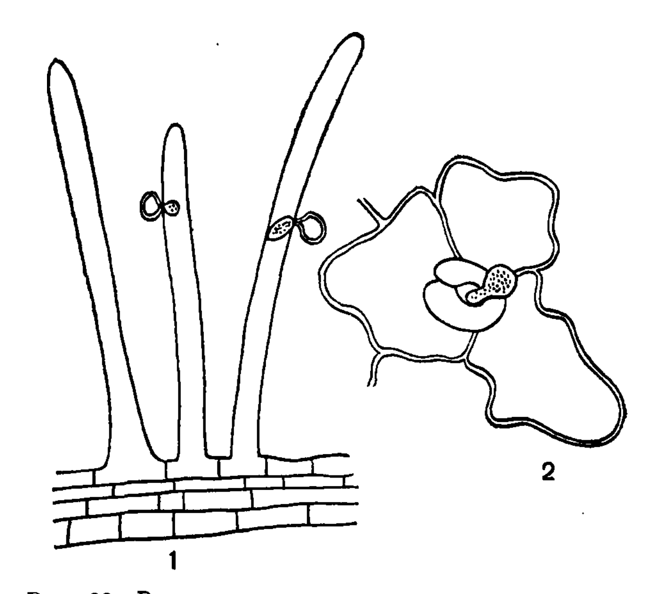


Рис. 33. Внедрение ростков зооспор в растения:

1 — зооспоры плазмопары (Plasmopara helianthi), проникающие в корневой волосок подсолнечника; *2* — зооспора плазмопары (P. viticola), проникающая в ткань листа винограда через устьице.

Для мицелия грибов семейства пероноспоровых характерно наличие гаусторий (пузыревидных, пальцевидных, простых и разветвленных), проникающих в клетки растения-хозяина. Как правило, межклеточный мицелий не выходит из тканей в воздушную среду, а образующийся поверхностный налет — это бесполое спороношение гриба, состоящее из густого сплетения спороносцев, несущих споры, осуществляющие расселение вида и заражение новых растений. Половое спороношение возникает внутри тканей во всех органах хозяина и выявляется часто уже весной. Однако это больше связано с наступлением жаркого летнего периода, а осенью — холодного. Роль ооспор в жизненном цикле видов не всегда ясна, так как прорастание ооспор у отдельных видов, по наблюдениям исследователей, сомнительно. В этих случаях гриб резервируется, по-видимому, в зимующих органах растений, в корнях многолетников или в семенах.

Благодаря приспособительным структурным и биологическим признакам пероноспоровые грибы относительно легко адаптируются к условиям среды и многие их виды очень широко расселены в природе, таковы Plasmopara viticola, P. helianthi, Peronospora tabacina, P. destructor.

Хотя все виды пероноспоровых — облигатные паразиты, у каждого проявляется своеобразие во взаимоотношениях с питающим его организмом. Так, например, нападение одних грибов на растения осуществляется через корневые волоски; других — только через устьица

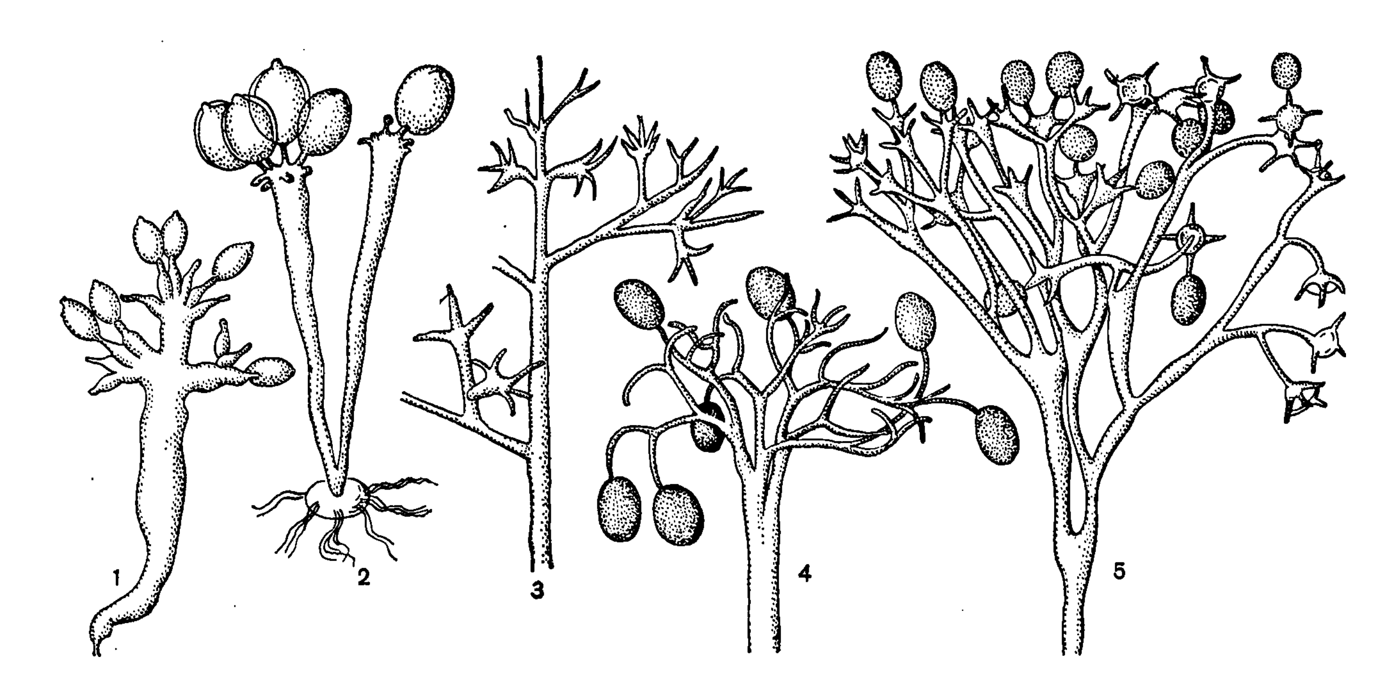


Рис. 34. Конидиеносцы пероноспоровых грибов:

1 — склероспора; *2* — базидиофора; *3* — плазмопара; *4* — пероноспора; *5* — бремия.

(рис. 33); наконец, третьих — через непосредственное прободение эпидермальных клеток. Эти грибы приурочены к определенным органам и тканям, а развитие их зависит от условий среды.

Некоторые роды пероноспоровых приурочены к определенным семействам цветковых растений. Например, только Sclerospora поражает злаки, только Plasmopara — зонтичные и виноградовые, только Peronospora — бобовые, крестоцветные, розоцветные и др. Но на некоторых семействах цветковых паразитируют различные роды пероноспоровых, хотя не на одном и том же виде растения-хозяина, а на разных видах. Например, на лютиковых и гераниевых встречаются Plasmopara и Peronospora, на сложноцветных — Basidiophora, Plasmopara, Peronospora и Bremia.

Некоторые пероноспоровые грибы, поражающие цветковые растения одного и того же семейства, довольно узкоспециализированы в пределах рода, а иногда и вида питающего растения, но морфологически мало отличаются друг от друга. При тщательной ревизии они зачастую оказываются не видами, а специализированными формами, или расами. В другиx случаях их можно считать самостоятельными видами по комплексу свойств (ареал, физиологические особенности) даже при слабо выраженных морфологических различиях. Это относится к виду Peronospora tabacina, видам Plasmopara на зонтичных, видам Peronospora на крестоцветных, на бобовых и т. д.

Род *базидиофора* (Basidiophora) (табл. 7) относится к наиболее редко встречающимся пероноспоровым грибам, хотя и распространен во многих странах Европы, Америки, Австралии. Он необычен по своему строению и не имеет аналогов ни в порядке пероноспоровых, ни вообще среди низших грибов. По типу спороношения у него обнаруживается структурное сродство с некоторыми высшими грибами (рис. 34,*2*). Характерные для рода спороносцы не разветвлены, на вершине булавовидно вздуты и по форме напоминают базидии гименомицетов.

Род представлен всего двумя видами — B. entospora и B. kellermannii. Первый из них поражает прикорневые листья мелколепестника (табл. 7,*4*). Спороносцы выступают на поверхность листьев из устьиц небольшими группами, образуя нежный беловатый налет. На их вершинах на небольших коротких отрогах одиночно возникают лимоновидные споры. К периоду созревания споры отчленяются с небольшой «ножкой»— частью несущего отрога. Споры являются типичными зооспорангиями и, помещенные в воду, прорастают с образованием зооспор, которые выходят наружу через вершинный сосочек. Одновременно внутри тканей листьев на межклеточном ветвистом мицелии, снабженном пузыревидными гаусториями, возникают органы полового размножения — оогонии и антеридии, а затем формируются желтоватые, с толстой, многослойной, складчатой оболочкой ооспоры. Этот вид был впервые найден

во Франции в 1868 г., а впоследствии обнаруживался повсеместно, но нечасто в различных климатических зонах. B. entospora поражает также золотарник и астры, а B. kellermannii — циклахену дурнишниколистную.

Род *склероспора* (Sclerospora) распространен более широко и содержит около 20 видов. Представители его встречаются в Европе, Азии, Америке и Африке, причем большинство видов приурочены к тропическим и субтропическим областям.

Грибы этого рода поражают лишь растения из семейства злаковых, в том числе такие важнейшие сельскохозяйственные культуры, как пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, просо, сорго, могар, сахарный тростник. Грибы вызывают пятна на листьях, образуя с нижней стороны пластинки обычный для пероноспоровых грибов налет, размочаливание листа и гипертрофию разных органов.

Мицелий склероспоры межклеточный, ветвистый, иногда с пузыревидными гаусториями. Спороносцы низкорослые, с беспорядочно расположенными толстыми ветвями, на концах с небольшими отрогами, несущими одиночные споры без сосочка (рис. 34,*1*). У грибов многих видов это спороношение не развивается (S. secalina) или настолько эфемерно, что его редко удается заметить. Вообще бесполое спороношение у отдельных видов не играет существенной роли в их жизненном цикле. Преимущественное значение у них имеет половая стадия развития. Ооспоры образуются внутри тканей хозяина в таком множестве, что становятся заметными даже при рассмотрении пораженных листьев без лупы.

К наиболее известным и распространенным видам относится S. graminicola (табл. 7), паразитирующий на растениях щетинника, сорго и проса. На листьях проса этот гриб вызывает беловатый, матовый, нестирающийся налет, не изменяя общего облика растения. В то же время паразит нещадно истребляет растения могара. В зараженном растении он развивается очень быстро и заполняет все его органы. К завершению цикла развития гриба все ткани листа, кроме проводящих, оказываются «нафаршированными» ооспорами. Эти участки листьев обезвоживаются, высыхают, разрушаются и вываливаются из листа. При этом ооспоры высыпаются в виде золотистой пыли. От листьев остаются мочаловидные пучки (табл. 7,*5*). Нарушается и внешний вид растений, которые становятся кустистыми, образуют многочисленные пасынки и мелкие, уродливые и бесплодные метелки.

В СССР S. graminicola распространена на могаре в Омской области и на Алтае, а на щетиннике зеленом повсеместно.

S. secalina относится к видам ограниченно распространенным, однако встречается не только на севере, где был вначале обнаружен Н. А. Наумовым (Архангельская область), но и на юге (Львовская область), а недавно найден в Прибалтике. Особенностью этого вида являются его сокращенный цикл развития и способность к образованию одной лишь стадии ооспор в листьях растений, на которых он паразитирует. Гриб поражает лишь рожь Secale cereale. По сравнению с другими видами особо сильного воздействия на своего хозяина он не оказывает.

Вредоносны S. maydis и S. philippinensis, паразитирующие на кукурузе, S. sacchari, S. spontanea — на сахарном тростнике и других злаках.

Род *плазмопара* (Plasmopara) содержит несколько десятков видов, из которых многие широко распространены на разных континентах земного шара. Род характеризуется спорангиеносцами, многократно моноподиально разветвленными, как правило, под прямым углом, на вершинах с 3—4 небольшими отрогами, несущими споры (рис. 34,*3*). Последние овальные, часто бочковидные, с сосочком на вершине и ножкой. Прорастание осуществляется образованием зооспор.

Гриб сохраняется в природе и возобновляется из года в год при помощи ооспор или зимующего мицелия, который снабжен пузыревидными гаусториями.

Плазмопары паразитируют на цветковых растениях многих семейств, вызывая тяжело протекающие заболевания, заканчивающиеся гибелью растений. Они поражают преимущественно травянистые растения, изредка кустарники. Заболевание проявляется диффузно, с поражением всего растения и сопровождается отставанием роста, карликовостью, или местно, в виде угловатых, просветленных, как бы маслянистых, растекающихся вдоль жилок пятен на листьях, с белым, сероватым или буроватым налетом.

Многие представители плазмопары (грибы разнообразных видов, разновидностей, подвидов и форм ее) паразитируют на растениях семейства лютиковых — ветреницах, пролесках, василистниках, живокости.

На крыжовниковых изредка встречается P. ribicola, на гераниевых паразитируют P. pusilla, P. geranii-pratensis, P. geranii-sylvatici; на бальзаминовых — P. obducens; на виноградовых — P. viticola, P. amurensis, P. chinensis.

Многие представители семейства зонтичных подвергаются нападению грибов из рода плазмопара: P. aegopodii паразитирует на сныти (табл. 7), P. angelicae — на дуднике, P. chae-

rophylli — на пупыре, P. laserpitii — на гладыше, P. sii — на поручейнике, а другие виды — на борщевике, горичнике, будренце, гирче, подлеснике, любистоке, болиголове, моркови, сельдерее, пастернаке.

Некоторые грибы рода плазмопара, паразитирующие на хозяйственно-ценных культурах, вызвали катастрофические бедствия в тех странах, в которых они впервые появились. В прошлом веке в Европу из Северной Америки был завезен возбудитель *мильдью винограда* (P. viticola), нанесший неисчислимый ущерб виноградникам Франции, а потом и других стран, особенно в средиземноморской зоне. Распространился он также и в Азии и в Африке. Гриб поселяется на виноградной лозе, поражая листья, усики, цветки, плодоножки, ягоды. Его развитие зависит от температуры и влажности. В благоприятные для него годы с обильными дождями и росами он способен уничтожить значительную долю урожая винограда, накопляясь в природе сначала на порослях и одичавших кустах винограда.

В. Мюллер (1922) установил корреляцию между инкубационным периодом развития паразита и температурой. Эта зависимость, показанная для условий Бадена (ФРГ), выражена автором в виде кривой, получившей название «Кривая Мюллера». Позднее к ней были сделаны дополнения для других зон виноградарства, в том числе в нашей стране (Н. И. Олтаржевский, Д. Д. Вердеревский). P. viticola поражает также другие виды винограда.

Не менее вредоносен возбудитель ложной мучнистой росы подсолнечника P. helianthi (табл. 7), завезенный в Европу из Северной Америки в XX в. Он распространен во многих странах Европы, Азии и Америки почти во всех зонах производственного возделывания подсолнечника. Нападая на это растение, гриб поражает все его органы и, поселяясь в точке роста, воздействует столь сильно на ростовые процессы, что такое мощное в здоровом состоянии растение превращается в слабого карлика (табл. 7,*6*). Его деформированные листья покрыты белым налетом, крошечная корзинка, потерявшая свойство гелиотропизма, тесно прижата к стеблю и несет пустые или неполноценные семена. Гриб способен значительно снизить в благоприятные для него годы урожай семян подсолнечника. P. helianthi содержит морфологические и специализированные формы, приуроченные к разным видам подсолнечника; ему свойствен необычный для пероноспоровых грибов полиморфизм.

Из видов плазмопары, поражающих культурные растения, менее вредоносны и не ежегодно встречаются виды, паразитирующие на моркови, фенхеле, сельдерее, петрушке, пастернаке, а также на астрах и золотарнике.

Род *бремия* (Bremia) своеобразен в семействе пероноспоровых, отличительные признаки которого достаточно выделяют его среди остальных родов семейства. По особенностям строения спороносного аппарата и образу жизни бремия считается одним из наиболее продвинутых в эволюционном отношении и полностью наземным. Относительно высокое положение видов бремия в порядке пероноспоровых подтверждается также тем, что эти грибы обнаруживаются избирательно на растениях наиболее высокоорганизованного семейства сложноцветных. Характер паразитирования, наличие рас, приуроченных к растениям одного только рода и даже вида питающего растения, — также свидетельство значительного эволюционного совершенства грибов рода бремия.

Отличительный морфологический признак рода — древовидно разветвленные конидиеносцы, с ветвями дважды и трижды дихотомически разветвленными, имеющими на вершинах дланевидные расширения с сидящими на них 2—8 короткими отрогами с тупыми концами. Каждый отрог несет по одной конидии (рис. 34,*5*). Последние снабжены на вершине сосочком, через который, однако, выходят не зооспоры, а росток мицелия. Внутри тканей питающего растения в межклетниках образуются оогонии и антеридии, там же возникают в результате полового процесса зимующие споры с гладкой или слегка бородавчатой оболочкой желтовато-коричневатого цвета.

Бремия вызывает сильное поражение растений. Грибы проникают в листья обычно непосредственно через эпидермис и развивают в тканях хозяина межклеточный мицелий с мешковидными гаусториями, вызывая диффузное или местное поражение с типичными для представителей семейства симптомами.

Виды бремии паразитируют на растениях семейства сложноцветных: B. centaurea — на васильках, B. lampsanae — на бородавнике и осоте, B. tulasnei — на крестовнике и т. д. Наиболее известен и широко распространен во многих странах мира вид B. lactucae, паразитирующий на салате (табл. 8). Этой культуре гриб в отдельные годы наносит существенный ущерб. В составе его имеются многочисленные специализированные формы, поражающие дикие и сорные растения (свыше 125 видов), в том числе поповник, лопух, одуванчик (табл. 8,*5*), осот, бодяк, девясил и др.

Род *пероноспора* (Peronospora) наиболее богато представлен видами в семействе пероноспоровых и всего порядка Peronosporales. Он насчитывает около 300 видов, из которых большинство широко распространены в природе.

Виды пероноспоры поражают только травянистые растения из многих семейств. Мицелий у них с гаусториями разного типа. Аппарат бесполого размножения по своему характеру тот же, как и у остальных родов. Спорангиеносцы дихотомически разветвленные, с конечными ветвями прямыми или согнутыми, короткими или относительно длинными, раздвоенными под прямым или острым углом, заостренными на вершине, несущими одиночные споры (рис. 34,*4*). Последние овальные, чаще эллипсоидальные, без сосочка и ножки. Оогонии и антеридии образуются внутри тканей растения; ооспоры шаровидные, с гладкой, складчатой, бородавчатой или сетчатой оболочкой, желтовато-коричневые.

Род пероноспора содержит 2 подрода, различающихся по характеру прорастания спор бесполого размножения. Подрод *псевдопероноспора* (Pseudoperonospora) морфологически идентичен с родом Peronospora, но по биологическим свойствам он более примитивен. Споры здесь настоящие зооспорангии и прорастают с образованием зооспор. Подрод *эупероноспора* (Euperonospora) включает виды, утерявшие в процессе эволюции функцию формирования зооспор. Их споры — типичные конидии без вершинного сосочка, дающие при прорастании мицелиальные ростки, выходящие наружу непосредственно через оболочку в любой части ее поверхности.

Все грибы рода пероноспора — вредоносные паразиты, вызывающие болезнь и гибель растений. Симптомы поражения местные и общие — пятна, налеты, деформации, карликовость. Эти грибы не вызывают поражения корней, они преимущественно поражают листья как всходов, так и взрослых растений. Некоторые виды приурочены к репродуктивным органам растений. Вид Peronospora corollae, обнаруженный В. Г. Траншелем на венчиках колокольчика и льнянки, растет бессимптомно в зараженных весной проростках, следуя за точкой роста до момента цветения, и только тогда спороносит на лепестках венчика. Аналогично ведет себя гриб P. radii на венчиках цветков различных сложноцветных — тысячелистника, пупавки, ромашки, а P. tranzscheliana — на цветках норичниковых, P. violaceae — на цветках ворсянковых, P. scutellariae и P. stigmaticola — на цветках губоцветных.

Виды пероноспоры широко распространены на растениях семейства лютиковых — лютике, ветренице (табл. 8,*1*), чистяке, живокости; гвоздичных — звездчатке, ясколке, дрёме, горичнике; крестоцветных — бурачке, котране; розоцветных — лапчатке, черноголовнике. Известно много видов этого рода, паразитирующих на растениях семейства бобовых — пажитнике, астрагале, остролистнике, вике, чине, сое, люцерне, клевере; на лилейных, норичниковых, маковых, тыквенных, крапивоцветных, коноплевых, гречишных, маревых, молочайных, дымянковых, первоцветных, вьюнковых, пасленовых, бурачниковых, губоцветных и т. д. Из них целый ряд видов — опасные для культурных растений паразиты.

Pseudoperonospora humuli (табл. 8) из представителей подрода псевдопероноспоры, паразитирующий на диком хмеле и культурных сортах хмеля, распространен в Европе, Азии и Америке. Поражая молодые побеги, гриб вызывает их «колосовидность» — укорочение междоузлий, ненормальное обилие мелких, скрученных, морщинистых листьев. Уродуются главные и вторичные побеги, появляются так называемые белые побеги, частично лишенные хлорофилла. Гриб поселяется также на листве, казалось бы, здоровых побегов и вызывает их засыхание и отмирание с образованием желтовато-зеленоватых пятен неправильной, угловатой формы. Позднее гриб переходит на цветки, а затем и на шишки хмеля, которые остаются недоразвитыми и бледно-зелеными, а затем буреют, засыхают и преждевременно опадают. На пораженных органах гриб образует довольно плотный войлочный серовато-фиолетовый до бурого налет, а внутри тканей — ооспоры (табл. 8,*3*). Очень вредоносны виды P. cubensis для огурцов, дынь, тыкв, P. cannabina — для конопли.

Пероноспора табака (Peronospora tabacina) обнаружена впервые в 1850 г. в Австралии. Затем этот гриб распространился на всех континентах земного шара. На территорию Европы он проник в 1959 г., когда одна английская фирма по производству средств защиты растений завезла вид P. tabacina из США для своих опытов, не предприняв специальных мер безопасности. С ошеломляющей быстротой гриб в том же году расселился в странах Европы, в первую очередь в Голландии, Германии, а затем и в других европейских странах.

В течение вегетационного периода гриб образует многие генерации спор, хорошо переносит зимовку в климатических условиях табаководческой зоны и, ежегодно возобновляясь, наносит существенный ущерб растениям табака в теплицах и на плантациях. Он настолько вредоносен, что поставил под угрозу табаководство во многих странах мира.

Рассада заражается весной от перезимовавших в растительных остатках ооспор (источником инфекции могут быть и семена с пораженных растений). Сильно пораженные растения обычно гибнут, а другие, перенесенные в полевые условия, становятся центрами очагов распространения болезни.

Обычно на пораженных растениях табака появляются сначала одиночные, затем многочисленные желтоватые, округлые или угловатые, ограниченные жилками буреющие пятна на нижних, а потом на верхних листьях, края которых становятся волнистыми и заворачиваются книзу. Бурые пятна возникают и на жилках, черешках, стебле, корне. При влажной и дождливой погоде на нижней стороне пораженных листьев возникает спороношение гриба; оно голубоватого цвета (отсюда название болезни «голубая плесень»), но постепенно становится сероватым.

Заболевание скоротечно, особенно при поражении проростков, которые сначала увядают, а затем засыхают и отмирают. Более старые растения иногда оправляются. Поселяясь на листьях растения, гриб делает их негодными для промышленного использования. Гриб проникает в цветки и поражает образующиеся семена.

На пасленовых паразитирует также и P. hyoscyami. Этот гриб всюду встречается на белене. Обнаруживается он на растениях, начиная с фазы всходов, вызывает хлороз и сморщивание листьев, общее угнетение растений. Гриб в сильной степени поражает белену, снижая лекарственную ее ценность, в частности уменьшает количество алкалоидов.

К вредоносным видам принадлежит и P. arborescens, паразитирующий на растениях семейства маковых. Он распространен во всех макосеющих районах, особенно в Восточной и Юго-Восточной Европе. Гриб поражает виды маков, относящиеся к лекарственным, декоративным и техническим растениям, вызывая сморщивание и хлороз листьев, прекращение роста плодоносцев, отмирание бутонов, уродливость цветков и коробочек. При заражении листьев гриб прободает кутикулу и эпидермис, проникает в стебель, спускается в корень, поднимается вверх и заходит в цветки, а затем в семена, где и сохраняется из года в год. P. arborescens сильно воздействует на урожай лекарственного мака, обусловливая недоразвитие коробочек, зачастую гибель растений, а также снижая количество алкалоидов у пораженных экземпляров.

P. schachtii поражает свеклу, в том числе свеклу сахарную, столовую и другие виды. В странах Европы, Северной и Южной Америки, Азии он появляется ранней весной на растениях семенников безвысадочной свеклы, где образует первые в природе очаги (обычно в марте — апреле). Возникающие на этих растениях споры разносятся ветром и воздушными течениями и попадают на поля, занятые маточной свеклой и высадками, вызывая на них массовое поражение растений. В посевах наличие гриба обнаруживается уже на самых ранних стадиях развития растений. Пораженные грибом всходы легко отличить от здоровых по значительно более бледной окраске, резко выраженной курчавости листьев. Развитие растений затем приостанавливается, в жаркое время они заметно привядают. По мере роста возникают мелкие, недоразвитые, толстые и курчавые листья с завернутыми книзу краями и с более бледной окраской пятен различной величины. Растения часто погибают.

Интенсивное развитие гриба наблюдается в период начала плодоношения растений — стрелкования (в мае — июне). В летний засушливый период активность гриба может затухать, но осенью, с изменением погодных условий, с повышением влажности, понижением температуры, развитие гриба возобновляется и на вновь образовавшихся листьях растений появляется свежее спороношение. Летнее спороношение развивается обычно на нижней стороне листовых пластинок в виде серовато-бурого с фиолетовым оттенком войлочного налета. Во влажных условиях при 25 °C зрелое спороношение образуется через 12—15 *ч.*, но при 4 °C для того же процесса требуется более полутора суток. В сухом воздухе при 1—4 °C конидии сохраняют жизнеспособность до двух месяцев. Попадая в почву, конидии теряют способность к прорастанию через 3—6 дней под воздействием почвенных биотических и абиотических факторов, среди которых не последнюю роль играют населяющие эту среду виды микроскопических сапрофитных грибов, бактерий, животных. В течение вегетационного периода гриб образует во всех органах растений — листьях, стеблях, цветках, семенах — ооспоры. Однако прорастания последних не наблюдалось. Мицелий гриба зимует в растениях безвысадочной свеклы, в корнях маточной свеклы, в семенах.

P. schachtii вызывает преждевременное усыхание и отмирание в поле большого количества растений, приводит к значительному снижению урожая корнеплодов и их сахаристости, уменьшению урожая семян, уменьшению абсолютной массы, энергии прорастания, всхожести семян и к полному бесплодию цветоносов.

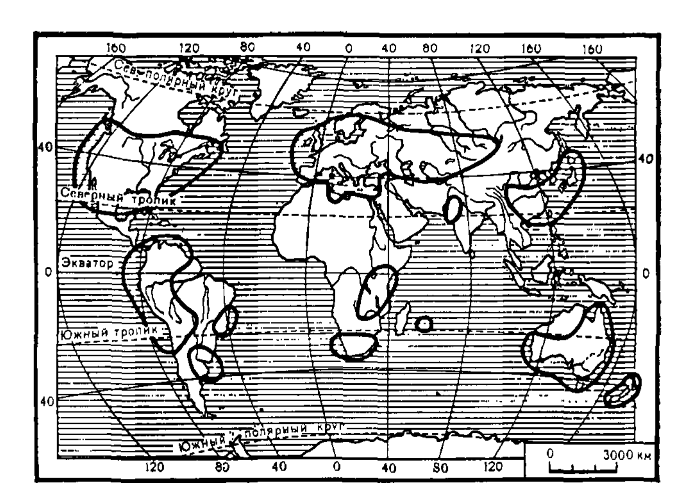
Пероноспора шпината (P. spinaceae) паразитирует на растениях семейства маревых (в частности, на шпинате), вызывая сильное поражение, а зачастую и гибель растений.

P. manshurica вызывает сильное поражение растений сои во всех зонах ее выращивания. Гриб впервые был замечен в Индии, а затем в других странах Азии (Японии и Китае), впоследствии в США и Канаде, в странах Европы (Англии, Венгрии, Польше, Румынии, Швеции, Югославии); в СССР встречается на Дальнем Востоке, Северном Кавказе, на Украине, в Московской области.

Появляется гриб весной на семядольных листьях растений сои, с которых переходит на настоящие листья, бобы, семена, вызывая поражение всего растения. Заражение других растений в поле происходит в течение всего вегетационного периода, чему способствуют повышенная влажность воздуха и умеренная температура. Жаркая и сухая погода неблагоприятна для паразита. Мицелий и ооспоры сохраняются в семенах. Ооспоры сохраняются в жизнеспособном состоянии в репродуктивных органах растений более полутора лет, а в остатках вегетативных частей в природе — до одного года.

P. brassicae поражает капусту, хотя и не причиняет этой культуре такого хозяйственного вреда, как другие виды пероноспоры: заболевают только нижние старые листья на взрослых растениях. Но при нападении на капусту в рассадный период гриб может принести культуре существенный ущерб и непосредственным воздействием на растение. Он облегчает проникновение в него факультативных паразитов, что ведет к уменьшению лежкости кочанов.

P. destructor вызывает заболевание репчатого лука (Allium), лука-батуна и других видов. Гриб очень вредоносный, широко распространенный (карта 1). Пораженные листья и цветоносы плохо развиваются, искривляются (табл. 8). Гриб появляется в период выпадения осадков и часто развивается вместе с грибом из рода стемфилий Stemphylium allii, вызывающего черную плесень лука.



Карта 1. Ареал возбудителя ложной мучнистой росы лука.

СЕМЕЙСТВО ЦИСТОПОВЫЕ, ИЛИ АЛЬБУГОВЫЕ (CYSTOPACEAE)

Семейство цистоповых грибов резко обособляется среди других рассмотренных семейств порядка пероноспоровых необычным строением органов спороношения и характером паразитирования на цветковых растениях. Поражая стебли, листья, все части цветков, цистоповые вызывают сильное изменение их формы — искривление, вздутия, уродливость. Внешний вид растения настолько видоизменяется, что трудно узнать даже общеизвестную пастушью сумку, пораженную грибом Cystopus candidus.

Воздействие гриба сказывается не только на нарушении общего облика растения и отдельных его частей, но и на целостности покровов. Под влиянием паразита поверхностные ткани пораженных органов покрываются волдырями, образуя так называемые пустулы. По аналогии со ржавчиной, которая также характеризуется образованием пустул, поражение цистоповыми грибами именуют белой ржавчиной, так как споровая масса, высыпающаяся из пустул, не ржавого, а белого цвета.

Семейство цистоповых содержит один род — *цистопус*, или *альбуго* (Cystopus), который широко распространен на земном шаре. Грибы этого рода способны легко приспосабливаться к разнообразным условиям среды благодаря своему образу жизни, своеобразному «уходу» от неблагоприятных внешних воздействий под защиту покровных тканей хозяев. Поэтому они хорошо переносят суровую зимнюю стужу и зной и сушь летнего периода, встречаются повсеместно и обнаруживаются как в северных, так и в южных странах.

Цистоповые принято рассматривать в качестве древней, прочно сложившейся группы грибов. Свидетельством того являются консерватизм и единообразие их морфологии. При этом у грибов, паразитирующих на цветковых растениях, далеко стоящих в эволюционном отношении семейств, с трудом удается уловить морфологическую неоднородность (лишь один-два нерезко выраженных признака). На примитивность цистоповых грибов указывает сохранившаяся у них обязательная стадия разви-

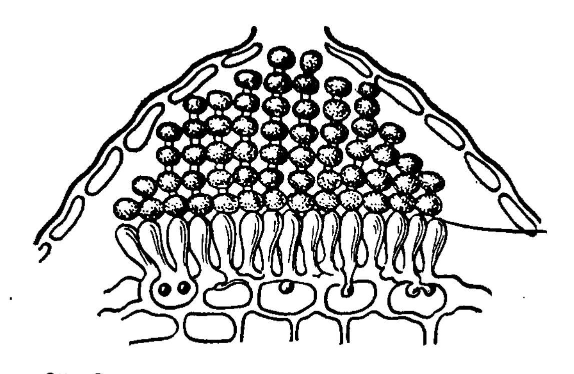


Рис. 35. Спороношение цистопуса в тканях пораженного растения.

тия, включающая подвижные зооспоры, нуждающиеся в наличии капельно-жидкой влаги.

Непосредственные эволюционные связи рода Cystopus с другими низшими грибами не установлены. Возможно, что переходные формы в процессе исторического развития выпали из филогенетического ряда. Характерное для грибов этого рода спороношение состоит из слоя тесно сплоченных конидиеносцев, напоминающего гимениальный слой у высших грибов, и у других низших грибов не встречается. В то же время у водных грибов, например в семействах лептомитовых и бластокладиевых, обнаруживается «скученность» спорангиеносцев — прогрессивный признак, ставший, возможно, исходным в возникновении способности организмов к множественному спороношению вместо одиночного.

Известно около 10 видов цистоповых грибов, которые приурочены к отдельным семействам высших растений. Виды эти сложные, распадающиеся на морфологические разновидности и биологические формы. Несмотря на древность их происхождения, у них и в наши дни наблюдаются процессы дифференциации видов.

Довольно толстый неклеточный мицелий цистоповых грибов пронизывает все органы и ткани тех травянистых растений, на которых паразитирует.

Мицелий внедряется в полости клеток пораженных растений с помощью гаусторий, которые у этих грибов представляют собой пузыревидно-вздутые короткие ветви гиф, суженные в местах прохождения через клеточные оболочки. Вскоре, после того как мицелий обильно распространится внутри тканей, он переходит от вегетативного роста к размножению, бесполому и половому. Бесполые споры возникают не на поверхности органов растений, как у других пероноспоровых, а между эпидермисом и кутикулой, используя последнюю как барьер, защищающий гриб от внешних воздействий.

В процессе спороношения цистоповый гриб формирует плотные слои бесцветных толстых булавовидных клеток — спорангиеносцев, упирающихся своими вершинами в кутикулу и отрывающих ее от эпидермиса (рис. 35). На них развиваются длинные цепочки крупных, округлых, бесцветных клеток, надавливающих, в свою очередь, на кутикулу пораженного органа, вызывая трещины в ней и разрывы. В последующем целостность цепочек нарушается. Клетки отделяются друг от друга и, как тончайшая светлая пыль, высыпаются через прорванную кутикулу наружу. Эти клетки попадают с помощью ветра или брызг воды на другие растения и, осуществляя свою функцию размножения, становятся зооспорангиями. Они прорастают, образуя 4—12 зооспор, которые выходят из зооспорангиев и заражают новые растения. Однако мицелий и споры бесполого размножения не способны долго существовать и переносить суровые зимы. Сохранение гриба в природе происходит в состоянии зимних спор — ооспор, возникающих в результате полового процесса, к которому гриб переходит вскоре после осуществления бесполого размножения. На том же мицелии, проходящем в межклеточных ходах, формируются женские половые органы (шаровидные оогонии) и оплодотворяющие их мужские (булавовидные антеридии).

Ооспоры возникают по одной в каждом оогонии. Они имеют разнообразную структуру внешней оболочки — сетчатую, бородавчатую, шиповатую. Ооспора зимует и при благоприятных условиях прорастает с образованием зооспор или толстой ростковой трубки с вздутием на вершине, в котором формируется 40—60 зооспор. Но часто везикулы не развиваются, и в этих случаях ооспора прорастает и образует зачаточный мицелий. Таким образом обеспечивается ежегодное возобновление и циркуляция цистопового гриба в природе.

Самый обычный и широко распространенный вид цистоповых — Cystopus candidus (табл. 8). Он вызывает уродливость у растений свыше 240 видов крестоцветных, нападая как на дикорастущие (вайду, гулявник, желтушник, клоповник, крупку, резуху, сердечник, сирению, сумочник — табл. 8,*4*, сурепицу и др.), так и на культивируемые (брюкву, горчицу черную и сарептскую, капусту брюссельскую, кочанную, савойскую, цветную, кольраби, левкой, рапс, рыжик и др.). Гриб встречается на всех континентах, не только в умеренной зоне, но и в условиях юга и Крайнего Севера, в долинах и высоко в горах, с ранней весны и до поздней осени. C. candidus содержит морфологические разновидности (var. candida и var. macrospora) и ряд специализированных форм, приуроченных к разным видам растений.

Широко распространенный гриб C. tragopogonis паразитирует на растениях семейства сложноцветных (бессмертник, бодяк, василек, девясил, пиретрум, полынь, злостный сорняк амброзия и др.), как дикорастущих, так и культурных; в Советском Союзе на юге часто встречается на козлобороднике. В 1961 г. этот гриб был неожиданно обнаружен в Краснодарском крае на подсолнечнике.

Из других видов цистопуса можно указать на C. portulacae, паразитирующий на портулаковых, C. bliti — на ширице и растениях семейства амарантовых, C. swertiae — на трипутнике.

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCETES)

В этот класс объединяют грибы с хорошо развитым неклеточным или в зрелом состоянии разделенным на клетки мицелием. Бесполое размножение неподвижными (лишенными жгутиков) спорангиоспорами или конидиями. У зигомицетов особый тип полового процесса — зигогамия,— состоящий в слиянии двух недифференцированных на гаметы клеток.

Класс делится на 4 порядка: мукоровые, энтомофторовые, эндогоновые, зоопаговые.

ПОРЯДОК МУКОРОВЫЕ (MUCORALES)

Мукоровые грибы занимают довольно обособленное положение среди остальных низших грибов. Обнаруживая немало общих черт в строении таллома (гифальная структура) с оомицетами (сапролегниевые, пероноспоровые), мукоровые одновременно с этим отличаются от них целым рядом морфолого-биологических особенностей.

Таллом мукоровых грибов состоит из хорошо развитых ветвящихся гиф. Гифы обычно неокрашенные, и длина их колеблется от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Молодые (развивающиеся) гифы одноклеточные, и только у немногих представителей этого порядка (семейство кикселловых) они многоклеточные, чем напоминают таковые сумчатых и других, более высокоорганизованных форм.

У большинства мукоровых грибов поперечные перегородки в гифах образуются при старении культуры или только в местах локализации репродуктивных органов.

У мукоровых, как и большинства остальных грибов, гифы довольно однообразны в морфологическом отношении, в связи с чем они не имеют систематического значения. Такое значение для отдельных групп и видов порядка имеют их видоизменения, к которым относятся столоны, ризоиды, хламидоспоры, оидии, аппрессории, гаустории и т. п.

У большинства мукоровых грибов известны два способа размножения (спороношения) — бесполое и половое. Однако оба эти способа размножения неравноценны по своему значению в распространении и сохранении в природе грибов данного порядка.

Мукоровые грибы, за небольшим исключением (некоторые виды рода зигоринхус), активно развивают бесполое спороношение, что определяет первостепенное значение его в распространении и сохранении вида в природе. Развитие этого спороношения при благоприятных условиях происходит равномерно на протяжении всего онтогенеза гриба. Исключение в данном случае составляют представители рода пилоболус, у которых спороношение развивается с угасающей ритмичностью и только на ранних стадиях онтогенеза гриба.

Мукоровые грибы характеризуются различной сложностью строения аппарата бесполого размножения, но основными его элементами являются спороносцы и споры.

Спороносцы представляют собой морфологически дифференцированные боковые ответвления вегетативных гиф (табл. 9). Они бывают нитевидные, цилиндрические, шиловидные или булавовидные, простые или различно разветвленные, что имеет важное видовое и родовое

систематическое значение. Возникают спороносцы в виде почковидного выроста морфологически недифференцированных участков гиф или их видоизменений (столона, ризоида), нарастающего верхушкой. Исключение составляют грибы родов пилоболус и утаромицес, у которых спороносцы развиваются из особых клеток гиф субстратного мицелия, именуемых трофоцистами.

У многих мукоровых грибов спороносцы в период своего активного роста обладают положительным фототропизмом, т. е. изгибаются по направлению к источнику света. Такой особенностью характеризуются, как правило, простые спороносцы (стилоспорангиеносцы) и преимущественно у грибов родов фикомицес, пилаира, пилоболус и у крупных форм рода мукор. Предполагается, что β-каротин, флавин или рибофлавин являются теми веществами содержимого спороносцев, которые, поглощая свет определенной длины волны и действуя как раздражитель, обусловливают их положительный фототропизм.

Споры бесполого размножения (спорангиоспоры, мероспорангиоспоры, конидии) мукоровых грибов представляют собой одноклеточные неподвижные образования. Они имеют различную форму, что важно для определения видов. Для прорастания споры не нуждаются в предварительном периоде покоя. Они прорастают вегетативно ростковой трубкой, которая быстро разрастается, образуя мицелий. Распространяются споры воздушным течением, человеком и животными.

При бесполом размножении споры возникают эндогенно (в споровместилищах) или экзогенно (на вздутиях спороносцев). В зависимости от способа образования этих спор и соответствующего строения спороносного аппарата у мукоровых различают спорангиальный (эндогенный) и конидиальный (экзогенный) типы бесполого спороношения.

При спорангиальном типе (спорангиоспоры, мероспорангиоспоры) споры возникают в особых споровместилищах, образующихся на верхушке спороносцев (боковых веточек), которые бывают трех типов: спорангии, стилоспорангии и мероспорангии.

Спорангии — споровместилища более примитивные по своему строению. Это мелкие (до 80—120 *мкм* в диаметре) шаровидные вздутия, содержащие от одной до нескольких тысяч спор. При этом споры заполняют всю внутреннюю полость спорангия.

Стилоспорангии имеют чаще шаровидную форму. Они более крупные (достигают до 1,5 *мм* в диаметре), чем спорангии, и являются только многоспоровыми (содержат до 70 000 спор). Кроме того, стилоспорангии снабжены колонкой, которая представляет собой стерильную часть, ограниченную оболочкой, и которая является как бы продолжением верхушки спороносца (стилоспорангиеносца) в полости спорангия. Отсюда и само название — стилоспорангий (спорангий с колонкой). Колонка бывает шаровидной, цилиндрической, конической или обратногрушевидной, что имеет видовое систематическое значение.

Как в спорангиях, так и в стилоспорангиях образуются споры, именуемые спорангиоспорами. Они беспорядочно заполняют эти споровместилища и освобождаются из них в результате растворения или разрыва их оболочки.

Мероспорангий — это спорангий цилиндрической формы, расчленяющейся по поперечным перегородкам (перетяжкам) на «цепочку» спор (мероспорангиоспор). Мероспорангии, как правило, имеют мало спор и сохраняют оболочку, которая срастается с таковой боковых сторон мероспорангиоспор.

Половой процесс у мукоровых грибов зигогамный (гаметангиогамный), при котором происходит слияние содержимого (копуляция) двух особых клеток (гаметангиев) одного или разных талломов и образование так называемой зигоспоры. Основными элементами в этом способе размножения являются копулирующие отроги, выполняющие половую функцию, и зигоспора — продукт полового процесса.

Копулирующие отроги представляют собой обычно короткие боковые ответвления гиф. Они одноклеточные и морфологически отличаются от вегетативных гиф или не отличаются от них. Оба отрога могут быть одинаковые (виды изогамные) или неодинаковые (виды гетерогамные).

Зигоспоры — это одноклеточные образования, чаще шаровидной формы, с многослойной оболочкой. Наружный слой оболочки зигоспор обычно окрашенный и с бородавчатыми, пирамидальными или звездчатыми выступами. Из-за этих выступов кажется, что зигоспоры снабжены утолщениями соответствующей формы. У некоторых мукоровых грибов зигоспоры окружены сетчатым или войлочным покровом. В первом случае этот покров образован придатками копулирующих отрогов, а во втором — ответвлениями вегетативных гиф.

Зигоспоры образуются одиночно в месте соединения верхушек копулирующих отрогов. У отдельных мукоровых грибов зигоспоры развиваются на одном отроге. Такие партеногенетические зигоспоры принято называть азигоспорами.

Развитие полового спороношения начинается с возникновения у гиф боковых ответвлений — копулирующих отрогов, которые растут чаще

навстречу друг другу, соединяясь своими верхушками. При этом в каждом отроге возникает поперечная перегородка, отделяющая небольшую верхушечную клетку — гаметангий, содержащий в цитоплазме небольшое число ядер. Затем оболочка у верхушки отрогов в месте их соединения растворяется, в результате чего содержимое гаметангиев сливается в образовавшейся при этом крупной клетке. Последняя увеличивается в размере и приобретает толстую оболочку в результате послойного отложения соответствующих веществ, превращаясь таким образом в зигоспору. Одновременно с формированием зигоспоры увеличиваются в размере и копулирующие отроги.

Слияние ядер в образовавшихся зигоспорах происходит вскоре после их формирования, перед прорастанием или в период их прорастания. Лишь немногие зигоспоры способны прорастать, и прорастают они обычно фруктификативно и только после некоторого периода покоя.

Моноспоровые (односпоровые) культуры большинства мукоральных грибов не развивают половое спороношение. Но если две или несколько таких культур одного вида выращивать совместно, тогда при определенных комбинациях скрещивания они образуют узкую зону зигоспор в месте встречи колоний. Такая особенность этих грибов связана с тем, что они существуют в двух отдельных половых формах (мужская и женская). Этот феномен открыт в микологии Б л е к с л и (1904) на примере мукоровых и известен как гетероталлизм. Виды, обладающие такой особенностью, именуются г е т е р о т а л л и ч н ы м и. Наряду с ними в порядке мукоровых есть виды, моноспоровые культуры которых постоянно образуют зигоспоры. Развитие последних при благоприятных условиях происходит у них более или менее равномерно по всей колонии. Такие мукоровые грибы, существующие в одной двуполой форме, принято называть г о м о т а л л и ч н ы м и.

У большого числа гетероталличных мукоровых грибов встречаются также такие особи, которые не развивают зигоспоры с половыми формами и не вступают в половую реакцию. Эти грибы нейтральны в половом отношении. Все эти формы гетероталличных мукоровых грибов возникают при митотическом делении ядер зигоспор, которые являются двуполыми. Такое расщепление вида происходит при прорастании зигоспор.

Как у гомо-, так и у гетероталличных видов пол обозначается знаком + или —. Причем у гетероталличных грибов под + и — понимается различие в поле отдельных культур, т. е. половые формы, а у гомоталличных этими знаками обозначаются только копулирующие отроги в пределах одной культуры, которая является обоеполой формой.

Мукоровые грибы — в основном сапрофиты, только небольшое число их ведет паразитический образ жизни, причем ограниченный, как правило, своими же сородичами.

Мукоровые грибы легко выделяются и хорошо развиваются в чистой культуре на агаровых средах, в особенности на органических, образуя чаще светлые пушистые колонии.

Мукоровые грибы широко распространены в природе. Они постоянно обитают в почве, где участвуют в процессах разложения органических веществ. В частности, они активно вызывают минерализацию белковых веществ растительного происхождения, при которой происходит обогащение почвы аммонийным азотом.

Другим классическим субстратом для мукоровых грибов служат экскременты травоядных животных, в особенности помет грызунов, а также навоз лошадей и рогатого скота (за исключением коров). Характерно, что на экскрементах мукоровые грибы проявляют выраженную сукцессию в развитии, что связано с их образом жизни (питания). Так, первоначально на экскрементах развиваются сапрофитные грибы, а после того, как их развитие достигает апогея, начинают развиваться факультативные, а затем и облигатно паразитные виды.

Мукоровые грибы довольно часто развиваются на различных кормах и на всевозможных пищевых продуктах, вызывая их порчу (плесневение), а также сопутствуют человеку в его повседневной деятельности. Многие из них вызывают также порчу урожая при его хранении или являются возбудителями микоза (мукоромикоза) человека, сельскохозяйственных животных и домашних птиц. Некоторые из них обладают высокой ферментативной активностью или продуцируют β-каротин, жир, различные органические кислоты, а поэтому находят практическое применение.

Мукоровые грибы — аэробы, но некоторые из них способны расти в отсутствие свободного кислорода и в таком случае образуют молочную кислоту. Характерно, что во всех остальных случаях эта кислота представляет собой типичный продукт анаэробного обмена веществ организмов и наличие кислорода воздуха тормозит эту реакцию — явление, известное как реакции Пастера.

Предполагается, что мукоровые грибы происходят от более низкоорганизованных грибов (сапролегниевых, питиевых), развиваясь в сторону приспособления к наземным условиям существования.

В порядке мукоровых несколько семейств, различающихся преимущественно особенностями бесполого спороношения.

СЕМЕЙСТВО МОРТИЕРЕЛЛОВЫЕ (MORTIERELLACEAE)

Это семейство объединяет грибы, имеющие только спорангии. Большинство его представителей, в отличие от остальных мукоровых грибов, имеют еще спороносцы (спорангиеносцы) шиловидной формы и неокрашенные колонии, нарастающие чаще лопастями, концентрическими зонами (сплошными или прерывистыми) или как радиально расходящиеся лучи (рис. 36, табл. 10).

Мортиерелловые грибы — сапрофиты, не имеющие народнохозяйственного значения. В семействе известно 3 рода, объединяющие до 70 видов.

Наиболее крупным в семействе является род *мортиерелла* (Mortierella), в котором около 65 видов. Грибы этого рода обитают чаще в торфе и во влажных почвах. В культуре они нередко издают чесночный запах, в особенности при выращивании их на среде с пептоном.

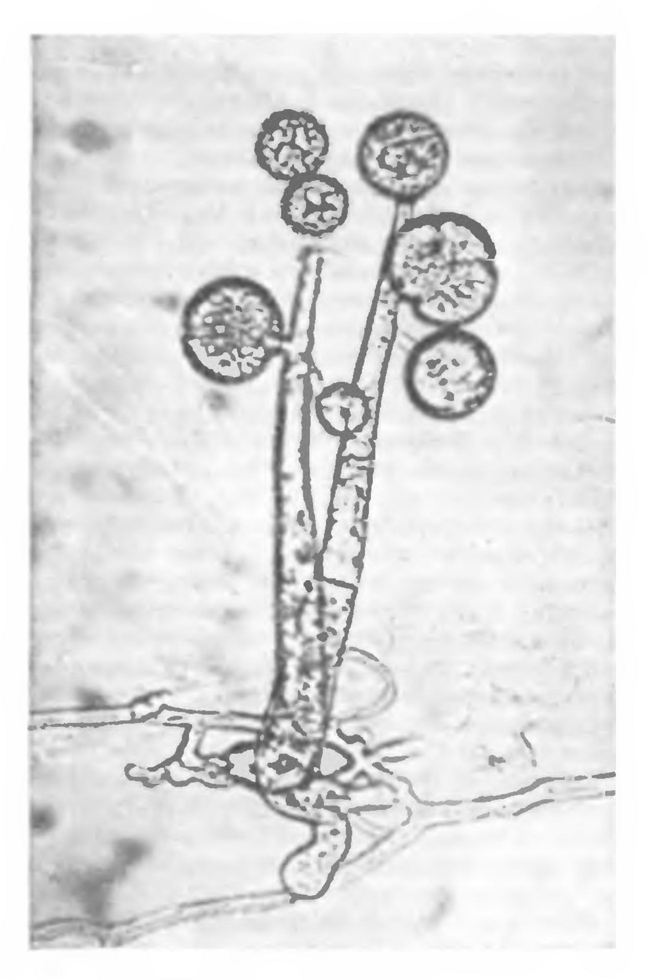


Рис. 36. Мортиерелла (Mortierella).

СЕМЕЙСТВО ПИЛОБОЛОВЫЕ (PILOBOLACEAE)

Семейство пилоболовых объединяет 3 рода с 15 видами. Пилоболовые грибы характеризуются простыми стилоспорангиеносцами и крупными отделяющимися стилоспорангиями. Копрофильные формы развиваются в природе, как правило, по замкнутому кругу: экскременты животных (чаще травоядных) — пастбищные растения — пищеварительный тракт животных — экскременты животных. Наиболее известны роды *пилоболус*, или *пилобол* (Pilobolus) и *пилаира* (Pilaira).

В роде пилоболус 8 видов. У грибов этого рода стилоспорангии имеют полушаровидную форму и резко отбрасываются по направлению к источнику света, отлетая вместе с колонкой. Характерно для этих грибов развитие стилоспорангиеносцев из трофоцисты и вздутие их в верхней части (подспорангиальное вздутие). Предполагают, что это вздутие (табл. 11) выполняет функцию тонкого приспособления в наводке стилоспорангия по направлению к источнику света и в освобождении его.

Отбрасыванию стилоспорангиев у пилоболов предшествует повышение тургора в стилоспорангиеносцах. В результате повышения тургора наступает критический момент, при котором оболочка подспорангиального вздутия не выдерживает давления и мгновенно разрывается по окружности у основания колонки, а содержимое стилоспорангиеносца под давлением резко выбрасывается через образовавшееся отверстие тонкой струей. Стилоспорангиеносцы при этом мгновенно сморщиваются и спадают в результате внезапного падения тургора и потери содержимого. Начальная скорость полета стилоспорангиев примерно 4,7—27,5 *м/сек*, а летят они на расстояние до 2 *м*.

Отлетевшие стилоспорангии наталкиваются в полете на преграду и прикрепляются к ней слизью, освободившейся из этих стилоспорангиев после разрыва оболочки от удара. В природе стилоспорангии попадают на пастбищные растения. Затем их поедают животные, которые проглатывают и прикрепленные к растениям стилоспорангии со спорами. Эти споры проходят через пищеварительный тракт животных и выделяются с экскрементами. Затем на экскрементах споры прорастают и начинается новый цикл развития гриба.

В отличие от остальных мукоровых грибов пилоболы развиваются обычно только при щелочной реакции среды и для своего развития нуждаются в ростовом веществе — к а р п о г е н е. Это вещество содержится в тканях травянистых растений и в экскрементах травоядных животных. Из пилоболов наиболее распространены *пилоболус кристаллический* (P. cry-

stallinus), *пилоболус длиннотрофоцистный* (P. longipes) и *пилоболус росянистый* (P. roridus). Эти грибы встречаются чаще на конском навозе, где обильно развивают спороношение в утренние часы. При этом навоз как бы покрывается рыхлым войлоком, усеянным многочисленными мелкими бесцветными каплями.

Грибы рода пилаира отличаются от представителей предыдущего рода тем, что у них нет трофоцисты, а стилоспорангиеносцы без подспорангиального вздутия и стилоспорангии вносятся на окружающую растительность в результате мгновенного вытягивания стилоспорангиеносцев. В СССР отмечены *пилаира необычная* (P. anomala) и *пилаира кавказская* (P. caucasica).

СЕМЕЙСТВО МУКОРОВЫЕ (MUCORACEAE)

Это семейство объединяет грибы, у которых стилоспорангии не отделяются. Освобождение спорангиоспор у мукоровых происходит в результате растворения или разрыва оболочки стилоспорангия непосредственно на стилоспорангиеносце. Стилоспорангии чаще шаровидные, и только у двух монотипных родов они колбовидные (род *саксенея* — Saksenaea, рис. 37) или сосисковидные (род *эхиноспорангий* — Echinosporangium, табл. 9).

Мукоровые — самое крупное семейство в порядке. В нем 12 родов, охватывающие около 145 видов. Эти грибы широко распространены в почве, на экскрементах травоядных животных и на всевозможных гниющих субстратах растительного происхождения. Громадное большинство из них — сапрофиты.

Грибы некоторых видов семейства мукоровых обладают высокой ферментативной (главным образом амилолитической и протеолитической) активностью, благодаря чему находят практическое применение (в частности, в странах Азиатского континента). Таковы *актиномукор изящный* (Actinomucor elegans), *ризопус малоспоровый* (Rhizopus oligosporus), *ризопус рисовый* (R. oryzae), *ризопус японский* (R. japonicus), *мукор китайский* (Mucor sinensis), *мукор кистевидный* (M. racemosus) и *мукор улитковидный* (M. circinelloides).

Эти грибы используются в странах Азиатского континента в качестве компонента закваски («китайские дрожжи», «раги») или непосредственно для ферментативного производства сброженных продуктов питания («соевый сыр», «темпе» и т. п.) из бобов сои, зерна злаков (риса и др.), ядра кокосового ореха, а также для получения спирта из клубней картофеля. Некоторые мукоровые грибы вызывают микозы (мукоромикозы) легких («ложный туберкулез»), головного мозга и других органов человека, сельскохозяйственных животных и домашних птиц, ассоциируются с гематурией и микотическим абортом у свиней, рогатого скота. Такой способностью, например, обладают *абсидия ветвистая* (Absidia ramosa), *абсидия зонтикокистевидная* (A. corymbifera), *мукор мелкий* (Mucor pusillus), *ризопус Кона* (Rhizopus cohnii) и *ризопус рисовый* (R. orysae). Эти грибы часто вызывают также порчу (плесневение, самосогревание, мокрую гниль) кормов (сена, соломы и др.), заскирдованных во влажном состоянии, а также гниение зерна и различных мясистых плодов (яблоки, груши, клубни картофеля, корнеплоды сахарной свеклы, ириса и др.) при хранении.

В СССР обнаружены представители большинства родов этого семейства.

Род *мукор* (Mucor) занимает центральное место в семействе. Грибы этого рода характеризуются одиночными бесцветными стилоспорангиеносцами. Они отходят от морфологически недифференцированных вегетативных гиф суб-

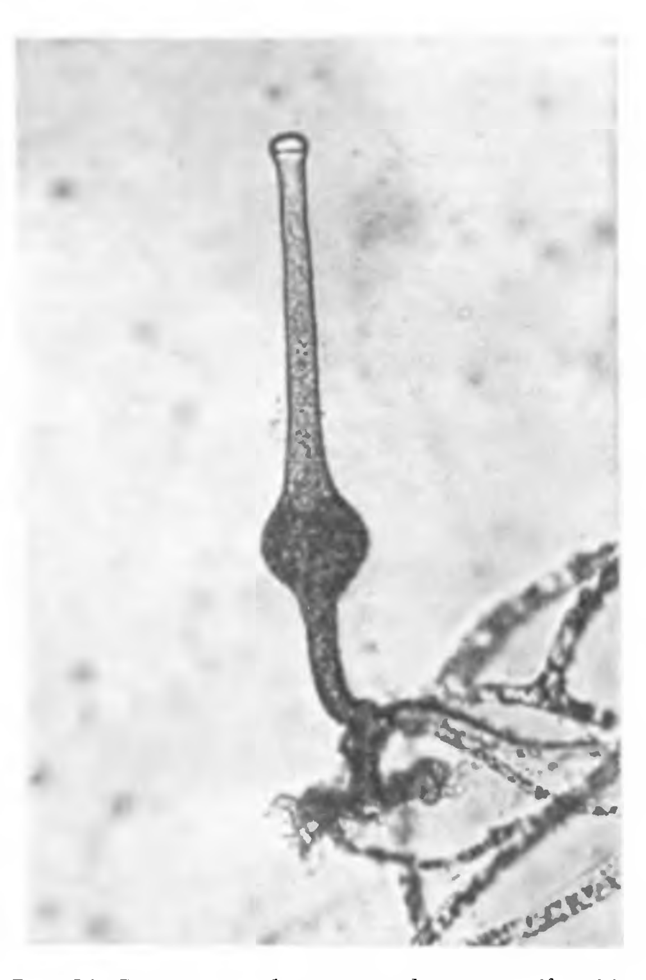


Рис. 37. Саксенея колбовидная (Saksenaea vasiformis).

стратного и (или) воздушного мицелия. Стилоспорангиеносцы могут быть простыми или различно разветвленными (чаще моноподиально, неправильно симподиально или кистевидно). У грибов с разветвленными стилоспорангиеносцами веточки обычно прямые, в связи с чем стилоспорангии прямостоячие. Большинство видов мукора гетероталличны.

В дополнение к указанным уже видам этого рода необходимо отметить еще *М. раманниановый* (M. ramannianus). Этот гриб очень широко распространен в кислых лесных почвах. В культуре гриб образует шерстистые колонии красновато-кирпичного цвета, и они часто с узкой концентрической зональностью. Отдельные культуры гриба образуют антибиотик рамицин.

Близки к роду мукор роды *актиномукор* (Actinomucor), *цирцинелла* (Circinella), *зигоринхус* (Zygorhynchus) и *сизигитес* (Syzygites). Первый из них с видом *актиномукор изящный* (A. elegans) и характеризуется мутовчатым ветвлением стилоспорангиеносцев. Цирцинелла (в этом роде известно до 12 видов), в свою очередь, характеризуется симподиальным ветвлением спорангиеносцев. При этом боковые веточки спорангиеносцев обычно крючковидно изогнуты или в виде спирального завитка, из-за чего стилоспорангии свисают. Род зигоринхус объединяет 7 гомоталличных видов с резко выраженной гетерогамией. Кроме того, у них зигоспоры возникают часто гроздьями. Род сизигитес монотипный, с видом *сизигитес аспергилловый* (S. aspergillus). У этого гриба дихотомически разветвлены стилоспорангиеносцы и сравнительно многоспоровые стилоспорангии. В природе гриб паразитирует на плодовых телах различных базидиомицетов. Он хорошо развивается в культуре на органических агаровых средах, образуя пушисто-войлочные колонии серого цвета.

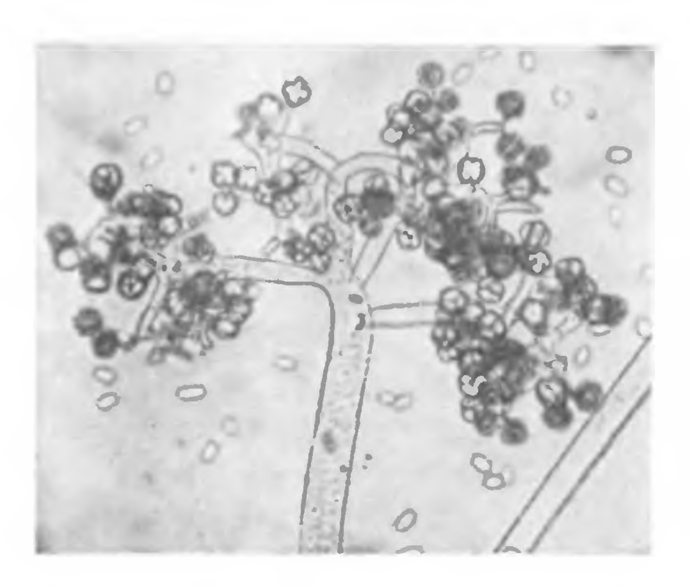


Рис. 38. Тамнидиум изящный (Tamnidium elegans).

Род *абсидия* (Absidia) объединяет около 25 видов. Для этих грибов характерно наличие апофизы, из-за чего стилоспорангии имеют будто обратногрушевидную форму. Кроме того, у них обычно хорошо выражены столоны и стилоспорангиеносцы отходят чаще по нескольку от верхушки дуги столона (рис. 42).

Род *ризопус* (Rhizopus) содержит 11 видов. Они характеризуются темными стилоспорангиеносцами, которые отходят чаще по нескольку от шейки ризоида. У большинства видов хорошо развиты и столоны. В быту грибы этого рода известны под сборным названием «головчатая плесень» или «черная плесень». Многие представители его обладают высокой ферментативной активностью или образуют различные органические кислоты, благодаря чему находят практическое применение, в особенности в странах Азиатского континента.

Близки к роду ризопус роды *фикомицес* (Phycomyces) и *спинеллус* (Spinellus), насчитывающие соответственно 3 и 6 видов. У грибов этих родов нет столонов, а стилоспорангиеносцы отходят одиночно от гиф субстратного мицелия. При этом представители рода фикомицес — безобидные сапрофиты, распространенные в зонах с теплым и умеренным климатом. Грибы рода спинеллус ведут паразитный образ жизни на плодовых телах различных базидиомицетов и распространены преимущественно в зоне с прохладным климатом. Кроме того, у фикомицеса, в отличие от спинеллуса, копулирующие отроги снабжены разветвленными шиповидными придатками, образующими сетчатый покров зигоспор. Фикомицес интересен тем, что его можно использовать как продуцента β-каротина.

СЕМЕЙСТВО ТАМНИДИЕВЫЕ (THAMNIDIACEAE)

Это небольшое семейство объединяет грибы, у которых наряду со стилоспорангиями развиваются также конидии и (или только) спорангии. Причем спорангии и (или) конидии образуются на отдельных спороносцах (спорангиеносцах, конидиеносцах) или совместно со стилоспорангиями на стилоспорангиеносцах. В семействе 6 родов, из которых у монотипных *радиомицес* (Radiomyces) и *кокеромицес* (Cokeromyces) стилоспорангии отсутствуют. Бесполое спороношение у них представлено только спорангиями. Наиболее известны (в том числе и в СССР) роды тамнидий, хоанефора и геликостилум.

Род *тамнидиум* (Thamnidium) объединяет 4 вида, характеризующиеся дихотомически раз-

Рис. 39. Пиптоцефалис (Piptocephalis).

ветвленными спорангиеносцами с верхушечными спорангиями и обычно простыми стилоспорангиеносцами. Близким к нему является род *геликостилум* (Helicostylum) с 8 видами. Для представителей этого рода характерны боковые спорангии и стерильные придатки на стилоспорангиеносцах, которые обычно хорошо разветвлены (рис. 38). Грибы обоих родов встречаются чаще в почве и на экскрементах травоядных животных. Отдельные их представители хорошо развиваются при низких температурах и вызывают плесневение говяжьих мясных продуктов при хранении в холодильных установках. Такой особенностью характеризуются, например, *тамнидиум изящный* (T. elegans) и *геликостилум прекрасный* (H. pulchrum).

В роде *хоанефора* (Choanephora) 10 видов, у которых спорангиоспоры с пучком щетинок на двух противоположных концах. Некоторые из грибов рода слабо и спорадически развивают стилоспорангии, но зато обильно образуют спорангии или конидии. Последние, как правило, табачного цвета и продольно исчерчены. Представители этого рода распространены в зонах с жарким и теплым климатом, где развиваются обычно в садовой и огородной почве. Большинство из них поражает цветки и плоды различных огородных и косточковых плодовых культур, причем поражаются ими эти органы у ослабленных растений или при наличии у них механических повреждений. Отдельные виды рода продуцируют β-каротин, выход которого резко повышается в случае совместного выращивания «мужской» и «женской» половых форм. Наиболее активным продуцентом каротина является *хоанефора триспоровая* (C. trispora).

СЕМЕЙСТВО ПИПТОЦЕФАЛИДИЕВЫЕ (PIPTOCEPHALIDACEAE)

В это семейство входят грибы с мероспорангиальным типом бесполого спороношения. Мероспорангии возникают на плодущих вздутиях мероспорангиеносцев (боковых веточках) или на их особых плодущих структурах (спорокладиях) по нескольку, образуя шаровидные головки или короткие колонки. В семействе 3 рода.

Род *синцефаляструм* (Syncephalastrum) монотипен, в нем один вид — *синцефаляструм кистевидный* (S. racemosum). Гриб синцефалястр ведет сапрофитный образ жизни и характеризуется симподиально разветвленными мероспорангиеносцами (табл. 9).

Грибы родов *синцефалис* (Syncephalis) и *пиптоцефалис* (Piptocephalis) являются облигатными паразитами, развивающимися, как правило, на других мукоровых грибах, в особенности на копрофильных формах. Причем род синцефалис (27 видов) характеризуется простыми мероспорангиеносцами и мероспорангиоспорами, погруженными в слизь, в то время как у рода пиптоцефалис (17 видов) мероспорангиеносцы, многократно дихотомически разветвленные, и мероспорангиоспоры, как правило, не погружены в слизь (виды сухоспоровые).

Рис. 40 Синцефалис роговой (Syncephalis corni).

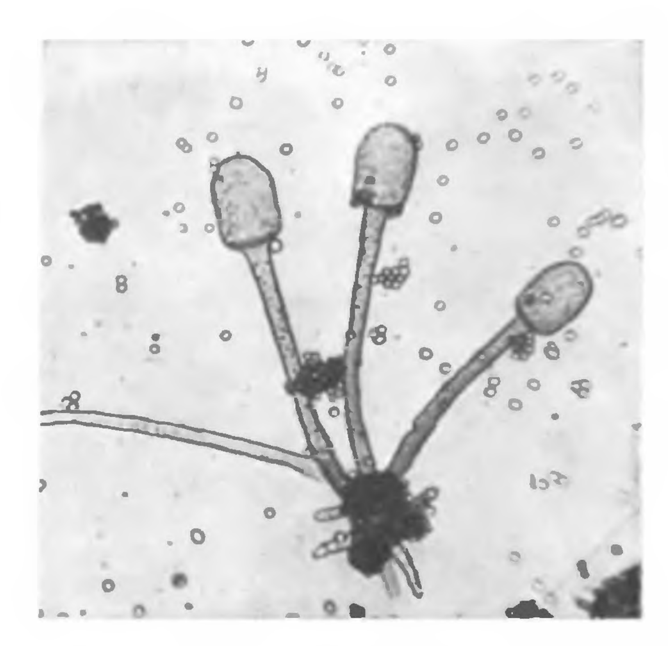


Рис. 41. Ризопус Кона (Rhizopus cohnii).

Кроме того, грибы синцефалиса, в отличие от грибов рода пиптоцефалис, сильно угнетают развитие гриба-хозяина (рис. 39, 40).

СЕМЕЙСТВА КУННИНГАМЕЛЛОВЫЕ (CUNNINGHAMELLACEAE), КИКСЕЛЛОВЫЕ (KICKXELLACEAE) И ДИМАРГАРИТОВЫЕ (DIMARGARITACEAE)

Грибы этого семейства характеризуются конидиальным типом бесполого спороношения. При этом конидии возникают одиночно на плодущих вздутиях конидиеносцев (боковых веточках), образуя, в зависимости от формы вздутий, шаровидную головку или колонку. В семействе известно 6 родов, объединяющих 16 видов. Это сапрофитные формы, распространенные довольно широко в почве и на отмерших субстратах растительного происхождения.

Наиболее известны роды *куннингамелла* (Cunninghamella) и *хетоклядиум* (Chaetocladium). Отдельные представители хетоклядиума, подобно грибам геликостила, вызывают плесневение говяжьих мясных продуктов при хранении в холодильниках.

Грибы остальных двух семейств порядка мукоровых — кикселловые (Kickxellaceae) и димаргаритовые (Dimargaritaceae) — ведут обычно паразитный образ жизни (чаще на других мукоральных) и известны преимущественно на Американском континенте.

Семейство кикселловые (в нем известно 3 рода с 12 видами) объединяет формы, характеризующиеся одиночными конидиями. Последние, в свою очередь, образуются более или менее тесным слоем на спорокладиях, которые имеют чаще лодковидную форму.

Семейство димаргаритовые, в свою очередь, содержит 7 родов, насчитывающих 22 вида. У грибов этого семейства конидии собраны по две в акропетальной цепочке и возникают мутовками на верхней части клеток спороклядий. Спороклядии у них состоят из 2—4 клеток, собранных в цепочки.

ПОРЯДОК ЭНДОГОНОВЫЕ (ENDOGONALES)

Для эндогоновых грибов прежде всего характерно наличие особых подземных образований, или с п о р о к а р п о в. Их можно обнаружить в лесной почве, в моховой подстилке или на растительных остатках. Это очень плотные округлые тела желтоватого цвета величиной от нескольких миллиметров до 2— 3 *см* (рис. 43). Они представляют собой плотное сплетение гиф несептированного мицелия. Внутри такого сплетения находится несколько округлых многоспоровых спорангиев, зиготы или хламидоспоры. Последние чаще всего образуются в тех же спорокарпах, в которых заключены зиготы. Такие спорокарпы очень похожи на плодовые тела других грибов, поэтому, когда их впервые обнаружил Н. Л и н к (1809), он принял спорокарпы за плодовые тела грибов-гастеромицетов. Впоследствии другие микологи принимали их за плодовые тела сумчатых грибов, в частности трюфелевых. В 1911 г. Ф. В. Б у х г о л ь ц исследовал эти грибы и доказал, что они относятся к грибам-фикомицетам. Он привел список известных тогда 17 видов главного

Рис. 42. Абсидия (Absidia).

рода — *эндогоне* (Endogone), из которых 7 были описаны впервые им самим. В последующие годы было описано еще более 10 видов этого рода. Все они имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, пронизывающий почву или растительные остатки.

В середине текущего столетия было доказано, что виды рода эндогоне не только могут жить в почве как сапрофиты, но и образуют микоризу с некоторыми высшими растениями, например с земляникой, яблоней, томатами, салатом, пшеницей и другими злаками. При этом мицелий гриба проникает в клетки корня растения, образуя в них древовидно ветвящиеся гифы — арбускулы или округлые вздутия — везикулы.

При бесполом размножении образуются спорангии (без колонок) на концах более толстых гиф, содержащие от четырех до двенадцати, иногда даже больше, спор (рис. 43). Эти спорангии заключены, как сказано выше, внутри подземных плотных образований — спорокарпов.

Половой процесс был впервые прослежен у вида Endogone lactiflua. Он представляет собой слияние двух одноядерных клеток, одна из которых, более крупная (женская), отделяется на конце более толстой ветви мицелия, а другая, меньшая (мужская),— на более тонкой. Протопласт меньшей клетки переходит в бо̀льшую. При этом ядра клеток не сливаются. Затем из этой большей клетки вырастает пузырь, или вздутие, в которое перетекает содержимое с двумя неслившимися ядрами. Пузырь разрастается, оболочка его утолщается, и в нем развивается толстостенная зигота с многослойной и своеобразной оболочкой, один слой которой напоминает языки пламени (рис. 43). Окружающие зиготу гифы так же утолщают свои оболочки, плотно сплетаются и образуют спорокарп. Обычно в нем содержится по нескольку зигот. У других видов эндогоне (E. sphagnophila, E. pisiformis) сливающиеся клетки многоядерны. Прорастание зиготы не прослежено. Есть предположение, что оно происходит в том случае, если зигота пройдет через пищеварительный тракт животного, съевшего спорокарп.

Некоторые виды эндогоне удается культивировать. Одни из них образуют в чистой культуре спорангии (E. malleola), другие (E. sphagnophila) — и зиготы. В культуре возникают иногда и хламидоспоры, но спорокарпы при этих условиях не развиваются.

Наиболее широко распространен вид E. lactiflua. При разрезании спорокарпа этого гриба на ранних стадиях из него выступает бледно-розовая жидкость (млечный сок).

Известны еще и другие роды эндогоновых, которые развиваются как сапрофиты на древесине, например *склероцистис* (Sclerocystis). У него зиготы лежат в спорокарпе плотным слоем.

ПОРЯДОК ЭНТОМОФТОРОВЫЕ (ENTOMOPHTHORALES)

В этот порядок грибов входит одно семейство — энтомофторовые (Entomophthoraceae), почти все представители которого — паразиты насекомых. Характер паразитизма и особенности биологии этих грибов давно привлекали внимание.

Несмотря на то что первые описания этих грибов появились еще в конце XVIII в., таксономия внутри семейства до сих пор вызывает много споров. Большинство авторов признает в этом семействе 3 рода: *энтомофтора* (Entomophthora), *массоспора* (Massospora) и *тарихиум* (Tarichium).

Наиболее обширен род энтомофтора, включающий более 60 видов.

Положение рода тарихиум в значительной степени условно, так как в грибах этого рода найдены только гифы и покоящиеся споры. Спороношения нет, или оно встречается довольно редко.

Энтомофторовые грибы представляют наглядный пример перехода низших водных грибов к наземному образу жизни; на смену подвижным спорам у них появились воздушные конидии. Соответственно этому энтомофторовые грибы стали паразитами наземных насекомых.

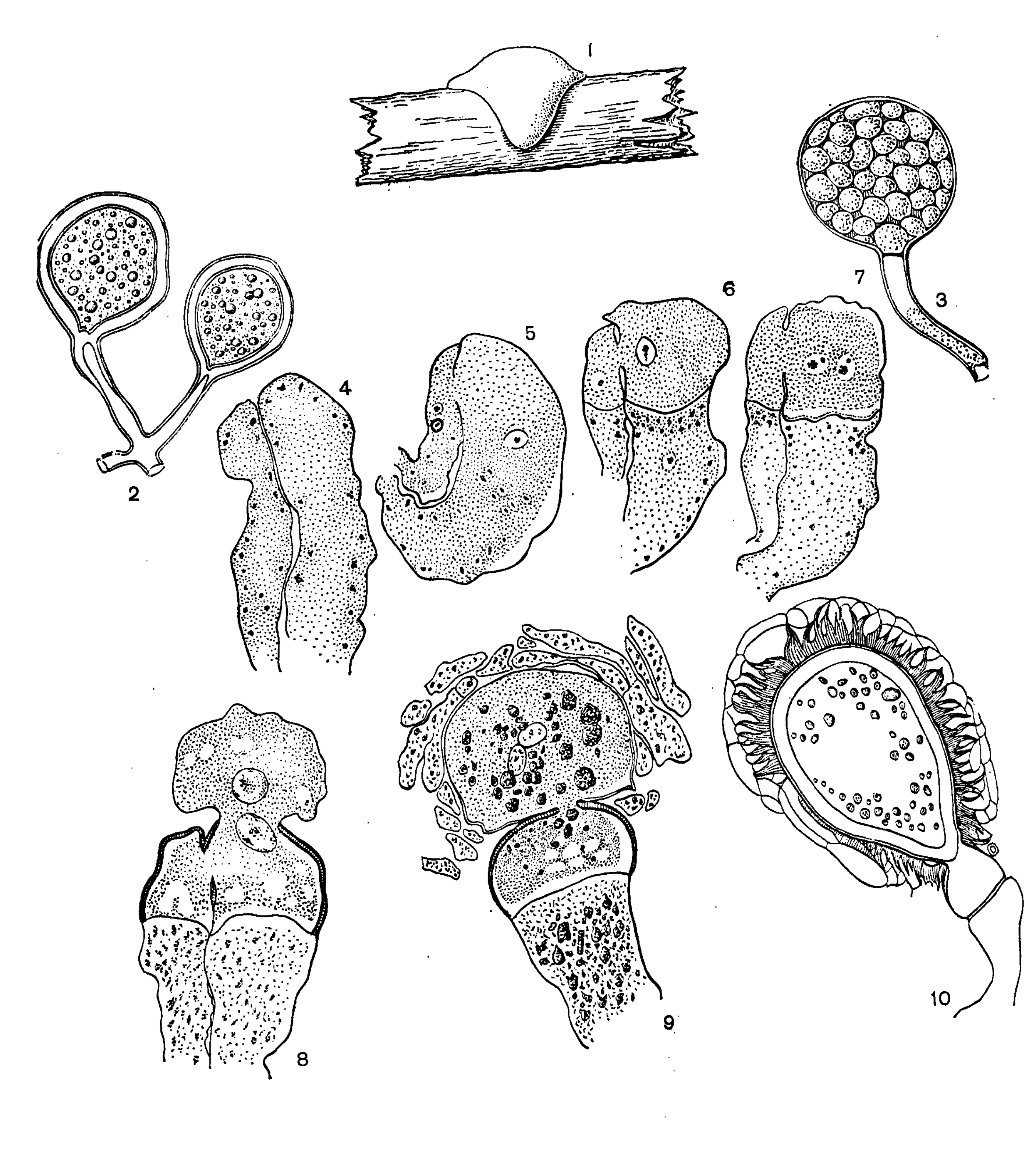


Рис. 43. Эндогоне (Endogone):

1 — внешний вид плодового тела *2* — хламидоспоры; *3* — спорангий; *4—10* — половой процесс.

Энтомофторовые грибы широко распространены во всем мире. В США зарегистрировано около 50 видов. В нашей стране эта группа грибов еще мало изучена, однако они обнаружены в разных зонах СССР (карта 2) и уже выявлено более 25 видов паразитов насекомых. Как показывает опыт изучения энтомофторозов тлей на бобовых и плодовых культурах, наблюдения за поражением их в естественных условиях позволили выявить 6 видов, относящихся к этой группе, во всех местообитаниях этих насекомых. Аналогичные исследования, проведенные во Франции, в США, Швеции, Великобритании, показали, что там тли также интенсивно поражаются энтомофторозом.

Энтомофторовые грибы поражают большое количество видов насекомых из 12 отрядов. Кроме того, известны грибы, паразитирующие на других членистоногих (клещах, многоножках и пауках).

Среди энтомофторовых грибов есть виды, которые поражают широкий круг насекомых, относящихся к нескольким далеко отстоящим отрядам, и наряду с этим известны сравнительно узкоспециализированные виды, вызывающие микоз у насекомых из одного-двух семейств какого-либо отряда.

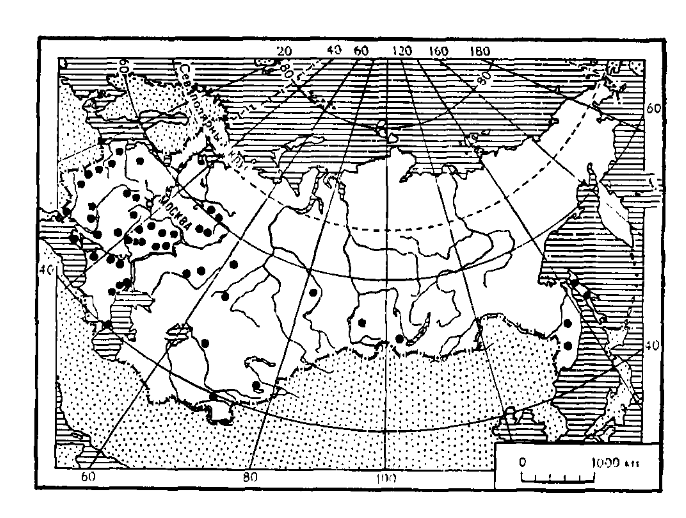
К широкоспециализированным видам относится Entomophthora sphaerosperma — паразит капустной белянки, капустной моли, ряда видов тлей, щелкунов и их личинок, трипсов, яблонной медяницы и др., т. е. представителей по крайней мере четырех отрядов.

E. coronata не только поражает много видов насекомых, но является также паразитом лошадей, мулов и даже человека. Это единственный вид из семейства энтомофторовых, способный вызывать микозы у теплокровных. Индийские авторы по морфологическим и биологическим особенностям относят этот вид к роду конидиоболус (Conidiobolus).

Более узкоспециализированы в отношении насекомых Entomophthora erupta — паразит клопов семейства Myridae и E. grylli — паразит сверчков и саранчовых.

Грибы рода массоспора паразитируют на цикадах, при этом Massospora cicadina поражает только семнадцатилетнюю цикаду.

Энтомофторовые грибы образуют внутри питающего субстрата одноклетную слабо разветвленную грибницу большого диаметра (10—13 *мкм*), с большим количеством жировых капель. В пораженных насекомых мицелий распадается на отдельные элементы (г и ф е н н ы е т е л а), имеющие неправильную форму и различные размеры. Током крови эти элементы разносятся по телу хозяина и постепенно заполняют его, замещая разрушенные ткани. Рост гриба продолжается до тех пор, пока все внут-



Карта 2. Распространение энтомофторовых грибов на территории СССР.

ренние структуры оказываются разрушенными и тело насекомого приобретает вид хитинового мешка, наполненного грибными элементами.

Гифенные тела могут быть найдены в голове, груди, брюшке и даже в ногах насекомого. Продолжительность периода от прорастания конидий до гибели у крупных объектов (саранча) занимает от 5 до 8 дней, у мелких (комары, мошки, тли) не превышает 2—3 дней. Это показывает, с какой скоростью болезнь может распространиться в популяции.

Смерть насекомых происходит от нарушения циркуляции крови и от выделяемых грибом продуктов жизнедеятельности — токсинов и ферментов. На ферментативное действие указывает разжижение тканей хозяина. У недавно погибшей саранчи, например, можно наблюдать растягивание брюшка по сегментам и при разрыве покрова вытекание жидкости с гифенными телами. В дальнейшем они прорастают в мицелий, выходящий на поверхность тела насекомого в виде бархатистого налета или щетки. Этот налет состоит из сплошного слоя конидиеносцев, образующих на концах по одной большой (от 10 до 75 *мкм*) конидии различной формы. Конидии одноклеточные, тонкостенные, бесцветные, реже слегка окрашенные, с зернистой плазмой и жировыми каплями. Стенки конидий гладкие, основание более или менее сосочковидное (рис. 44).

На брюшной стороне погибших насекомых вырастают корнеподобные образования, называемые р и з о и д а м и. Это своеобразный якорь, прикрепляющий пораженное насекомое к субстрату (рис. 45). В таком виде погибшие насекомые могут сохраниться до следующей весны. Образование ризоидов свойственно видам грибов рода энтомофтора, имеющим разветвлен-

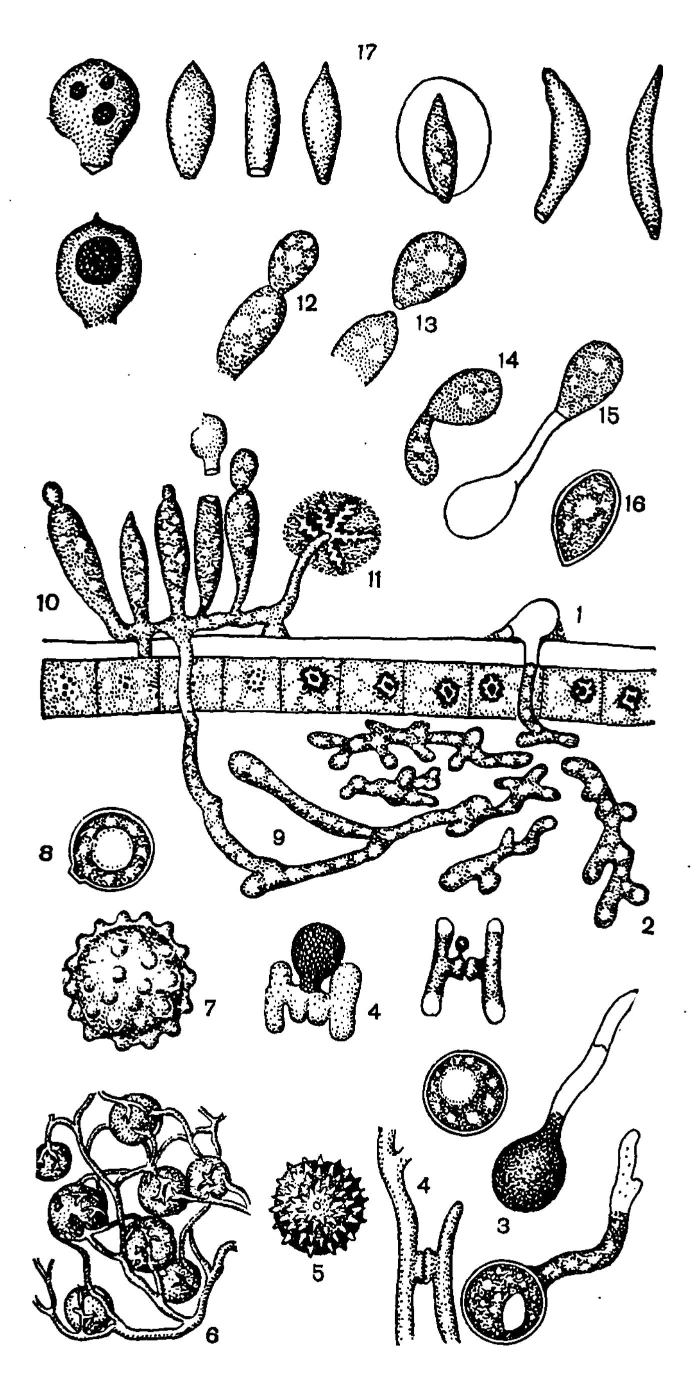


Рис. 44. Цикл развития и морфология энтомофторовых грибов:

1 — прорастающая конидия; *2* — гифы и гифенные тела; *3* — образование азигоспор; *4* — образование зигоспор у энтомофторы сепулхалрис (Entomophthora sepulchalris); *5* — покоящаяся спора у энтомофторы эхиносперма (E. echinosperma); *6* — покоящиеся споры в сплетении гиф у энтомофторы ризоспора (E. rhizospora); *7* — покоящаяся спора из мухи (Sarcophaga aldrichi); *8* — покоящаяся спора, образовавшаяся в погруженной культуре (из бабочки); *9* — гифы в теле хозяина; *10* — конидиеносцы с образующимися конидиями; *11* — ризоид, прикрепляющийся к поверхности; *12* — конец конидиеносца с конидией; *13* — отбросившаяся конидия; *14* — конидиальный росток; *15* — образование вторичной конидии; *16* — отделившаяся конидия; *17* — разные типы конидий.

ные конидиеносцы, в связи с чем этот признак используется как диагностический. Другие виды грибов прикрепляют к субстрату свои жертвы хоботком (рис. 46).

Насекомые, погибшие от разных видов энтомофторовых грибов, характеризуются различной окраской кожного покрова, типом поверхностного роста мицелия и другими симптомами. Эти симптомы помогают при определении возбудителя заболевания.

Цикл развития энтомофторовых грибов от прорастания конидии, попавшей на кутикулу насекомого, до образования на его поверхности конидиеносцев показан на рисунке 44.

Биология этих грибов интересна во многих отношениях. Важной особенностью энтомофторовых грибов является отстреливание зрелых конидий со значительной силой на расстояния, в тысячи раз превосходящие их размеры. Толчок, с силой отбрасывающий конидию, образуется от давления плазмы под образовавшейся перегородкой при разрыве конидиеносца. Интересно, что массовая гибель некоторых насекомых, например саранчовых, происходит в определенные часы, между 15 и 17 часами пополудни. Ночью образуются конидиеносцы, а обстрел конидиями происходит рано утром, когда саранчуки скапливаются в массе и роса покрывает листья.

Отбрасываясь, конидии несут часть плазмы конидиеносца, что помогает им прикрепляться к поверхности. От множества отброшенных конидий на расстоянии 1,5—2 *см* вокруг мумифицированного насекомого образуется более или менее плотный ореол мучнистого вида.

Конидии остаются жизнеспособными непродолжительное время — в пределах 72 *ч*. При попадании в воду они немедленно прорастают.

Можно удивляться жизненной силе этих грибов. Если конидия не попадает на субстрат, который может обеспечить необходимые условия для существования гриба, она прорастает во вторичную, третичную (которые тоже отбрасываются) конидию, что продлевает их жизнь в окружающей среде, пока она не попадает на восприимчивого хозяина. Последующие конидии могут значительно отличаться по форме и размерам от первичных, иногда они образуются на тонких капиллярах, в частности у грибов E. sphaerosperma и E. fresenii. Размеры последующих конидий обычно меньше. В связи с этим для определения вида важно брать размеры конидий, образовавшихся в начале периода отбрасывания.

У некоторых видов насекомых инфекционный процесс протекает иначе и не носит характера генерализованного микоза с отбрасыванием конидий после гибели хозяина. При поражении зеленого яблонного клона грибом E. erupta паразит

Рис. 45. Гусеницы кольчатого шелкопряда, пораженные энтомофторозом.

Рис. 46. Гороховая тля, погибшая от энтомофтороза (разные типы прикрепления к субстрату).

внедряется в заднюю половину заднегруди, повреждая большие крыловые и ножные мускулы, тогда как мускулы передне- и среднегруди остаются нетронутыми. Это означает, что больные насекомые еще способны активно передвигаться, способствуя распространению болезни. Аналогичным образом происходит рассеивание конидий грибов рода Massospora, поражающих цикад.

Как видно, в распространении энтомофтороза большое значение имеет поведение насекомых. Пораженные особи саранчовых (итальянский прус, одиночные кобылки, марокканская саранча и др.) взбираются на верхушки травянистых растений или кустарников и гибнут там в характерной позе, зацепившись передними и средними ногами за стебли, всегда вверх головой. Задние ноги бывают поджаты или судорожно вытянуты. Такая позиция способствует максимальному попаданию отстреливающихся конидий на находящихся в нижних ярусах растений и ползающих на почве насекомых. Кроме того, высоко расположенные конидии легче разносятся воздушными течениями.

Другой важной особенностью энтомофторовых грибов является способность образовывать покоящиеся споры, которые обеспечивают сохранение вида в неблагоприятные периоды погоды или отсутствия восприимчивого хозяина. Благодаря этому грибы могут переносить суровые зимы и жить в засушливых районах.

При наличии хозяина следующей весной происходит заражение покоящимися спорами. В случае отсутствия восприимчивых насекомых-хозяев покоящиеся споры образуют ростковые трубки, которые функционируют как конидиеносцы и также отбрасывают конидии. При этом могут быть образованы вторичные и третичные конидии, что удлиняет срок сохранения этой нестойкой фазы в природе до непосредственного контакта с хозяином.

Покоящиеся споры образуются чаще внутри тела насекомого после заполнения его гифами. Однако возможно образование покоящихся спор и на поверхности насекомого. Это отмечено при поражении некоторыми видами грибов комаров, проволочников и др.

Покоящиеся споры образуются из гиф гифенного тела бесполым или половым путем. В первом случае спора образуется в середине или на конце гифенного тела. В образующуюся спору из него переливается содержимое, и молодая спора отделяется перегородкой (рис. 47). Опустошенные участки гиф отмирают. Споры, возникшие в результате бесполого процесса, называются **азигоспорами**.

При половом процессе происходит слияние мужских и женских гамет. Их роль могут выполнять участки гиф различного размера (рис. 44, *4*). На месте слияния или вблизи него возникает вздутие, превращающееся в покоящуюся спору. В этом случае спора носит название **зигоспоры**.

Покоящиеся споры, возникающие тем или иным путем, большей частью бесцветные, шаровидные, за исключением E. fresenii, у которого

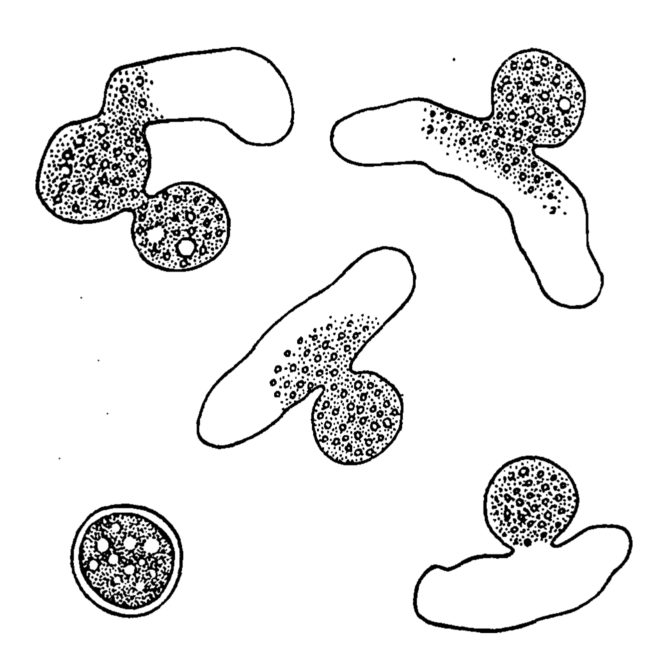


Рис. 47. Образование покоящихся спор (азигоспор) из гифенных тел.

споры эллиптические или яйцевидные, темные, и E. coleopterorum, характеризующегося широкоовальными или грушевидными спорами. Споры слабо варьируют в размерах. Большинство покоящихся спор имеет гладкие стенки, но у некоторых оболочка бородавчатая, складчатая, с шипами и волосками (E. echinospora, E. coronata). Внутреннее содержимое спор отличается большим количеством жира: в недавно образовавшихся спорах много мелких жировых капель, в зрелых — капли крупные, занимающие почти все пространство.

В первый период образования покоящихся спор насекомые мало отличаются от тех, на которых прорастают конидиеносцы. Однако в последующий период насекомые, содержащие покоящиеся споры, мумифицируются.

Покоящиеся споры, взятые из природного материала, в искусственных условиях очень плохо прорастают (2—5%). Повысить процент прорастания не удается даже воздействием кислот, понижением температуры, радиацией, магнитным полем. Из многочисленных опытов по использованию различных физических и химических воздействий на стимуляцию прорастания покоящихся спор гриба E. sphaerosperma из гусениц капустной белянки нам удалось получить только после облучения их рентгеновскими лучами в дозе 1000 *р*. Некоторое увеличение процента прорастания было вызвано воздействием ультразвука. По мнению американских авторов, значительное прорастание покоящихся спор наблюдается после 10-минутного нагревания до 93°C.

В природе покоящиеся споры, несомненно, находят подходящие условия для прорастания, после чего осуществляется первичное заражение насекомых. По-видимому, в природе действует комплекс физических и химических факторов в сочетании, которое пока не может быть осуществлено в опыте. Возможно также, что период покоя спор превышает годовой срок. В основном покоящиеся споры остаются в почве, попадая туда с трупами насекомых, но, очевидно, сохранение спор происходит также в складках коры деревьев, на растительных и других остатках, представляющих источник заражения для насекомых, ведущих надземный образ жизни (медяницы, гусеницы многих видов бабочек, пилильщики и т. п.).

Благодаря скорости прохождения цикла развития и указанных выше особенностей в распространении и сохранении этих грибов в природных условиях, энтомофторовые грибы способны вызывать внезапные опустошительные эпизоотии многих видов насекомых.

Первоначальное заражение происходит от спор, сохраняющихся в почве или на растительных остатках. На это указывает возникновение частых вспышек заболевания на залежных землях, пастбищах, многолетней люцерне.

Раз начавшись, заболевание в насекомых развивается чрезвычайно быстро с последующим образованием конидий, их отстреливанием и прорастанием на новых особях. Нарастание болезни идет в геометрической прогрессии. Миграция зараженных крылатых особей с последующим отстрелом конидий на популяции здоровых особей является наиболее эффективным путем расселения спор. Приведенные выше случаи перелетов зараженных цикад и клопов с рассеивающимися на лету конидиями имеют тоже большое значение. Нельзя исключить также возможность перезаражения особей при каннибализме, что наблюдается нередко у насекомых многих видов.

Наиболее часто встречается заболевание комнатной мухи, вызываемое энтомофторовым грибом Entomophthora muscae, так называемая «осенняя болезнь» мух. Пораженные микозом мухи остаются прикрепленными к оконным стеклам, стенам. Брюшко мух увеличивается в размерах, и между сегментами появляется бархатистый налет конидиеносцев с отбрасывающимися конидиями. Каждая конидия, отбрасываясь, захватывает с собой часть плазмы конидиеносца, что позволяет ей прикрепиться к поверхности предметов или к новой жертве. От отбросившихся конидий образуется ореол вокруг тела мух.

В некоторые годы гибель мух от энтомофтороза носит массовый характер. Известны факты,

доказывающие важное значение энтомофторовых грибов в уничтожении мух.

Наблюдения, проведенные в островных пойменных дубравах долины среднего Днепра в 1957 г., показали, что гусеницы златогузки, в огромном количестве вышедшие из зимних гнезд весной, объели листву дуба и перешли на другие, несвойственные им породы. Условия перенаселения и голодания, а также частые дожди вызвали вспышку эпизоотии (возбудитель E. aulicae), которая привела к полному уничтожению популяции. По описанию Л. И. Францевича, все стволы дубов до вершин были покрыты мумифицированными трупами гусениц, а под ветками мертвые гусеницы скоплялись зеркалами по 10—30 штук. В таких местах выхода куколок и бабочек не было.

Эпидемическая вспышка энтомофтороза жуков-щелкунов (их гибель достигла 80%) была отмечена под Москвой летом 1928 г. Пораженные жуки снизу прикреплялись к листу ризоидами, часто они оказывались с растопыренными вбок крыльями, тело разбухало вследствие прорастания мицелием. Этому заболеванию способствовала затянувшаяся влажная весна с значительно пониженной температурой. Подобные массовые заболевания известны у многих видов тлей, саранчовых, яблонной медяницы, совки гаммы, сосновой совки и других насекомых.

Большей частью такие болезни отмечаются после периодов моросящих дождей, способствующих быстрому прорастанию и отбрасыванию конидий.

Кроме насекомых, вредящих культурным растениям, энтомофторовые грибы в массовом количестве поражают и насекомых, имеющих медицинское значение. В частности, энтомофторовые эпизоотии наблюдаются у комаров семейства Culicidae, что имеет немаловажное практическое значение. В недавнее время, в связи с интенсификацией исследований по биологическим методам борьбы с вредными насекомыми, было начато плановое изучение микозов комаров в нашей стране. Повышенный интерес к биологической борьбе с кровососущими комарами объясняется появлением высокоагрессивных по отношению к человеку популяций Culex pipiens, резким возрастанием устойчивости этих насекомых к ядам и естественным стремлением к сокращению объема использования химических средств.

Этот интерес еще более разогрелся успешными попытками ряда зарубежных авторов интродуцировать некоторые виды низших грибов в изолированные места резерваций комаров. Однако, прежде чем применить грибы в целях биологической борьбы в этой области, необходимо изучить их биологию, экологию и пути распространения.

С 1966 г. появляются сообщения (Е. С. Куприянова) об обнаружении случаев энтомофтороза комаров C. pipiens, вызываемого грибом Entomophthora conglomerata, в Подмосковье и Ростовской области.

Наиболее часто жертвами энтомофтороза становятся новорожденные комары, обнаруживаемые в прибрежной полосе водоемов, густо заросших растительностью, у карт полей фильтрации, в смотровых колодцах и т. п.

Впервые гриб E. conglomerata был обнаружен и описан в России Н. В. Сорокиным в 1876 г. По описанию этого автора, трупы комаров Culex pipiens, C. annulatus, C. nemorosus найдены плавающими на спинке, с распростертыми вверх ножками. Брюшко их вздуто, а между сегментами выступает белая масса. Срединная часть брюшка покрыта плотной белой массой в виде толстого слоя. Белый налет состоял из конидиеносцев и конидий гриба. При вскрытии комаров можно было видеть, что паразит заполнял всю полость тела: концом иглы можно было вынуть всю массу паразита. Клетки гриба были неправильной формы, без перегородок и наполнены зернистой цитоплазмой, которая находилась в движении. Кроме упомянутых клеток, брюшко было набито длинными, неправильной формы перегородчатыми волокнами, редко ветвистыми и пустыми (без содержимого). Пустые клетки, сросшись друг с другом, образуют строму, а из стромы поднимаются гифы, в которые переходит все содержимое стромы. Конидии представляют собой круглые клетки, заостренные на одном конце, с блестящей каплей жира в середине.

Это описание показывает тонкую наблюдательность миколога. В 1967—1969 гг. этот гриб и несколько других видов были найдены А. М. Гольберг на разных видах кровососущих комаров, симулид, некровососущих комаров рода Chaoborus, а также мокрецов в нескольких пунктах Подмосковья. Был значительно расширен видовой состав энтомофторовых грибов, паразитирующих на камерах и мокрецах в нашей стране.

Пораженные насекомые внешне отличаются по цвету конидиального налета, который варьирует от белого до светло-зеленого. Налет выступает между сегментами тела комаров, преимущественно в местах менее хитинизированных. В некоторых случаях вместо конидиеобразования наблюдается образование покоящихся спор, характерных для всех энтомофторовых грибов.

Обнаружение пораженных комаров в полевой обстановке не представляет особой трудности, поскольку их вид обычно очень характерен. Мертвые насекомые с налетом гриба пла-

вают на поверхности водоема или лежат на влажной земле под покровом прибрежной растительности. Вокруг мертвых насекомых обычно заметен белый налет, состоящий из отстрелянных конидий. В воде конидии прорастают в мицелий, образующий студенистую пленку по всей прибрежной полосе водоема в период массовой гибели комаров. В сухих местах тела погибших комаров высыхают и разрушаются.

Наибольшее число больных комаров (73,2—95,5%) встречается под покровом растительности у водоема; на расстоянии 200—500 *м* от водоема встречалось 12,3—63,0%, а дальше (800 *м* от водоема) больных комаров совсем не находят. Причина этого в биологических особенностях энтомофторовых грибов и в поведении комаров. Зараженные грибом у водоемов новорожденные комары быстро прорастают мицелием и вследствие этого теряют подвижность. В наблюдениях и опытах обнаружено, что энтомофторозом заражаются не только взрослые (до 100%), но и другие стадии развития комаров, особенно в фазе куколки (60—90%).

Оказывается, мужские и женские особи реагируют на заражение различно: самки более восприимчивы к энтомофторозу. Показано также, что у энтомофторовых грибов отмечается довольно узкая специализация в отношении видов хозяев. Из комаров наиболее подвержен этому заболеванию Culex pipiens.

Комары вида Aedes dorsalis, присутствовавшие в тех же естественных водоемах, где находят массовое поражение Culex pipiens, энтомофторовыми грибами не заражаются. При искусственном заражении грибом Entomophthora sp. комаров разных видов семейства Culicidae C. pipiens были поражены на 85%, тогда как Aedes dorsalis и A. aegypti — на 5—7%, а два вида рода Anopheles не подвержены заражению. При этом конидии попадают на комаров, застревая в волосках на поверхности тела, но заражения не происходит. Разгадка этой специфичности может заключаться в различной структуре поверхности насекомых, особенно в химическом составе их покровов, что известно для некоторых насекомых, содержащих в эпикутикуле жирные кислоты, подавляющие прорастание конидий и рост мицелия энтомопатогенных грибов. Так или иначе это явление необходимо учитывать при планировании практического использования этих паразитов.

КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ЭНТОМОФТОРОВЫХ ГРИБОВ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИХ

Долгое время энтомофторовые грибы считали строгими паразитами, неспособными расти вне тела хозяина. Однако в дальнейшем исследователям удалось выделить из насекомых несколько видов грибов этого семейства и вырастить их более чем на 40 средах. Наилучший рост наблюдают на средах, богатых белком, например на свежем мясе, рыбе, желтке куриного яйца.

Грибы некоторых видов могут использовать неорганический азот, тогда как другие требуют только органического азота в виде сложных азотистых соединений, например аминокислот. Такие грибы медленно растут в культуре и через некоторое время утрачивают способность образовывать конидии.

В США получены культуры двух видов энтомофторовых грибов на среде, содержащей декстрозу, аспарагин и фосфорно-калиевую соль. К труднокультивируемым видам относятся Entomophthora grylli и E. muscae.

Некоторые авторы считают, что жир мух производит стимулирующий эффект на рост молодого мицелия и на прорастание конидий E. muscae. В Индии успешно культивировали этот гриб на среде из экстракта пшеничных зерен (3%), пептона (2%), дрожжевого экстракта (1%) и глицерина (1%) с агаром.

Большое практическое значение имеет сохранение жизнеспособности энтомофторовых грибов в условиях культуры.

В настоящее время установлено, что сухие покоящиеся споры, хранившиеся на агаре в течение полутора-двух лет, могут прорастать и хорошо расти на питательных средах. Поскольку частые пересевы способствуют сапрофитизации паразитных грибов, это приобретает особое значение в плане использования энтомофторовых грибов в биологической борьбе с вредными насекомыми.

В связи с биологическими особенностями энтомофторовых грибов (нестойкость тонкостенных конидий к высушиванию) трудно рассчитывать на возможность получения стабильных препаратов на основе одной конидиальной стадии. По-видимому, наиболее перспективным путем будет накопление покоящихся спор, обладающих, как уже указывалось, большой устойчивостью к неблагоприятным условиям. Препарат из покоящихся спор может быть внесен заблаговременно с расчетом на последующее прорастание спор в благоприятных условиях.

В целях накопления заразного начала в некоторых случаях в качестве субстрата для размножения грибов, плохо поддающихся культивированию на средах, используют живых насекомых. В этих целях применяют разные методы: здоровых особей собирают в природе и заражают в лаборатории; насекомых специально разводят и заражают в инсектариях; больных или мертвых особей собирают в полевых попу-

ляциях, подверженных естественной или искусственно вызванной эпизоотии.

В США размножали в массе гриб Entomophthora aulicae на гусеницах златогузки. В Канаде энтомофторовые грибы разводили на насекомых в садках для искусственного заражения ими яблонного клопа в садах.

Большое снижение численности многих насекомых, происходящее в результате эпизоотий энтомофтороза на больших площадях, имеет существенное значение в борьбе с массовым размножением вредных насекомых. Энтомологи и специалисты по защите растений рассматривают эпизоотии как эффективный и чрезвычайно значительный контролирующий фактор.

Высокая паразитическая активность энтомофторовых грибов давно вызывает повышенный интерес с точки зрения возможности использования их в качестве агента биологической борьбы с вредными насекомыми. Из многих опытов заражения мух, саранчи и других насекомых большинство оканчивались неудачей. Это объясняется отсутствием достаточных знаний биологии и экологии этих грибов, необходимых для создания комплекса условий, обеспечивающих эффективное заражение насекомых.

Большой интерес представляет применение оригинального приема заражения насекомых в США. Спорулирующие культуры грибов Entomophthora exitialis и E. coronata в картонных парафинированных коробочках после инкубации разосланы в разные районы и размещены на полях люцерны для борьбы с люцерновой тлей. Наилучшие результаты получены в районах Калифорнии, где эти грибы в естественных условиях не обнаружены.

В нашей стране изучению энтомофторовых грибов уделяется большое внимание. Ученые разрабатывают методы искусственного заражения тлей, комаров, а также клещей в условиях теплиц. В Закарпатье Э. Г. Ворониной поставлен опыт с поливом люцерны для повышения процента заражения энтомофторозом, что увеличивает заражение тлей вдвое.

Помимо прямого применения возбудителей энтромофтороза в биологической борьбе, большое значение может иметь использование данных о грибных эпизоотиях насекомых для уточнения прогнозов массового размножения вредителей. За рубежом проведено специальное исследование энтомофтороза сосновой совки в связи с прогнозом ее массового размножения. В настоящее время опыт составления таких прогнозов весьма незначителен, сделаны только первые шаги. Между тем правильно поставленный прогноз на снижение численности вредителей может снять запланированную химическую обработку, дать большую экономию средств и ограничить вред, причиняемый живой природе химическими препаратами.

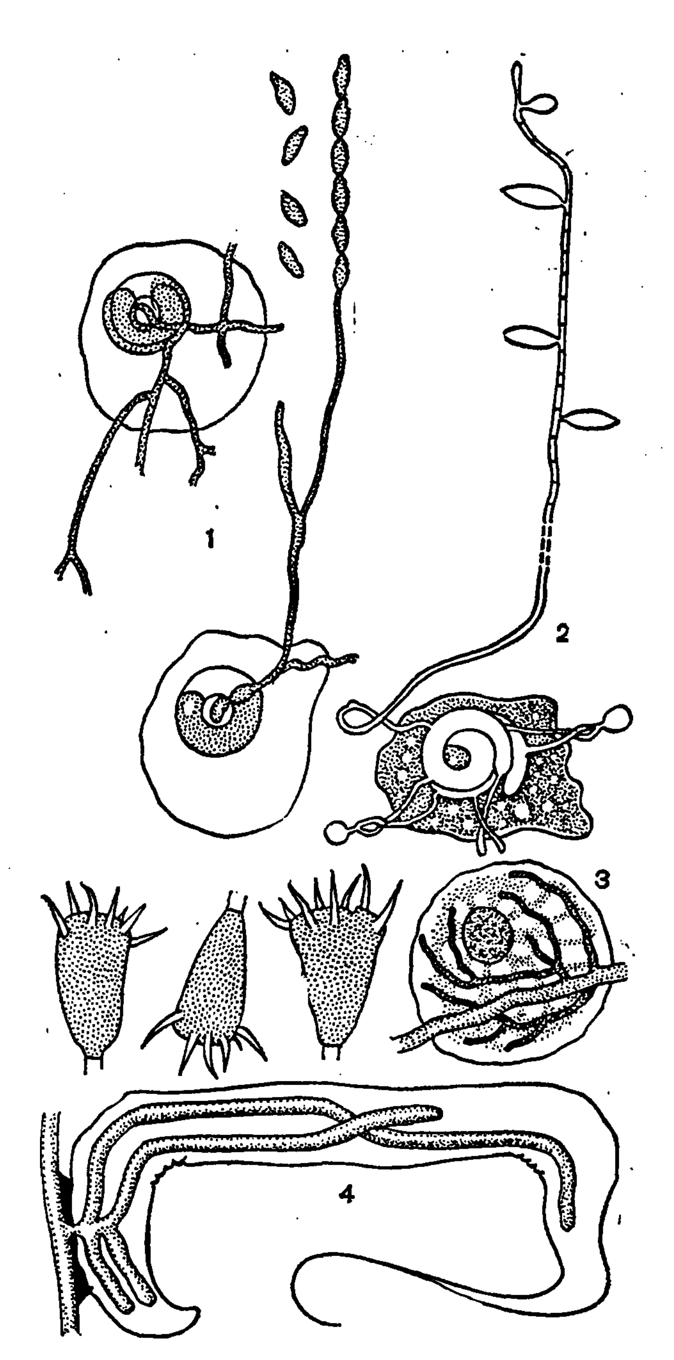


Рис. 48. Зоопаговые:

1 — кохлонема (Cochlonema); 2 — эндокохлус (Endocochlus); 3 — акаулопаге (Acaulopage) — талломы в амебах и конидии; 4 — стилопаге (Stylopage) — нити, внедрившиеся в нематоду.

Изучение энтомофторозов гороховой тли в Ленинградской области показывает, что гибель тлей от заболевания в осенний период, когда происходит яйцекладка, приводит к уменьшению зимующего запаса яиц и таким образом прямо влияет на снижение численности популя-

ции в первые месяцы вегетации в следующем году. В связи с этим важно учитывать данные о микозах тлей в осенний период.

Несомненно, энтомофторовые грибы имеют большое практическое значение для человека, особенно в биологической борьбе с вредными насекомыми.

ПОРЯДОК ЗООПАГОВЫЕ (ZOOPAGALES)

Некоторые микологи включают эти грибы в порядок энтомофторовых, основываясь на отдельных чертах сходства их морфологии и биологии. Однако между энтомофторовыми и зоопаговыми грибами имеются весьма существенные различия.

Зоопаговые — облигатные паразиты, не встречающиеся в природе в сапрофитном состоянии.

Некоторые из них (эктопаразиты) паразитируют на живущих в воде или почве амебах, проникая в них своими гаусториями; другие (эндопаразиты) активно захватывают нематод, личинок насекомых и т. п., пронизывая все тело жертвы мицелием.

Мицелий зоопаговых состоит из тонких (редко толще 2 *мкм*) многоядерных гиф, сначала не имеющих перегородок, затем, у большинства, с перегородками. Поверхность гиф клейкая. При контакте с животным-хозяином гифа выделяет клейкую жидкость в еще больших количествах, гифа крепко приклеивается к жертве, а затем мицелий или гаустории гриба проникают в нее. Строение гаусторий различно и представляет собой один из существенных диагностических признаков.

Бесполое размножение происходит при посредстве округлых или веретеновидных конидий, которые образуются или сбоку, или на вершине гифы, иногда часто в длинных цепочках. Гифы, на которых сидят конидии, выходят из субстрата (животное-хозяин) — это воздушные гифы (рис. 48). Конидии зоопаговых, в отличие от конидий энтомофторовых грибов, активно не отбрасываются.

У некоторых грибов, например из рода *цистопаге* (Cystopage), конидий нет. В гифах их мицелия образуются интеркалярно г е м м ы (покоящиеся споры неправильной формы).

Половое размножение представляет собой или слияние двух одинаковых соседних клеток гифы и образование зиготы в одной из них (как у базидиоболуса из энтомофторовых грибов), или слияние равных клеток двух соседних гиф и образование зиготы в перемычке между ними или в выросте из нее. Как происходит прорастание зиготы, неизвестно.

На амебах паразитируют грибы родов *акаулопаге* (Acaulopage), *эндокохлус* (Endocochlus, рис. 48), *бделлоспора* (Bdellospora), на нематодах — *стилопаге* (Stylopage, рис. 48), *зоопаге* (Zoopage) и др.

Обильными источниками зоопаговых могут быть почва, листовой перегной, навоз и т. п.

Наиболее распространенный и известный вид, выделенный из этих субстратов,— Stylopage hadra — облигатный хищник с очень нежным клейким мицелием, без перегородок и с одноклеточными конидиями. Мицелий этого гриба можно привести в состояние повышенной активности, прикасаясь к какому-то его участку микроиглой. Возникшее при этом возбуждение легко передается в обе стороны от точки стимуляции и наблюдается сильное выделение клейкого вещества. Такой же «механизм» срабатывает при соприкосновении с телом нематоды.

Другой паразит, часто встречающийся на нематодах,— Euryancale sacciospora — поражает их при помощи клейких конидий.

КЛАСС ТРИХОМИЦЕТЫ (TRICHOMYCETES)

Положение трихомицетов в системе других организмов недостаточно ясно, хотя они известны уже более ста лет и их интенсивно изучают. Высказывают даже мнение, что это вовсе не грибы, а водоросли, утратившие хлорофилл.

Трихомицеты обитают в кишечнике, в желудке или на анальных пластинках водных или наземных насекомых, ракообразных, многоножек, прикрепляясь с помощью особой клетки (рис. 49,*1*,*4*). Мицелий, отходящий от этой клетки, у большинства неветвящийся, имеет целлюлозные оболочки. Гифы сначала без перегородок, у некоторых так и остающиеся, а у других становящиеся многоклеточными. Иногда они достигают значительных размеров (до 1 *см*). Например, у одного вида краба из Северной Каролины из анального отверстия торчит пучок гиф, хорошо видимых невооруженным глазом.

При бесполом размножении внутри конечного сегмента или в ряде сегментов (спорангиев) гифы образуется или многоядерная макроконидия, способная к немедленному прорастанию, или одноядерная покоящаяся микроконидия (рис. 49,*2а*). Эти конидии освобождаются из спорангиев через боковое отверстие в его оболочке. У некоторых представителей конидии могут двигаться, как амебы.

У некоторых трихомицетов спор нет, а сам таллом распадается на членики-артроспоры, гомологичные спорангиям. У наиболее высокоорганизованных представителей бесполое размножение осуществляют конидии, снабженные длинными нитевидными придатками.

При половом процессе или сливаются два протопласта, обособившиеся в нити, или в сегменте нити сливаются два ядра, либо сливаются со-

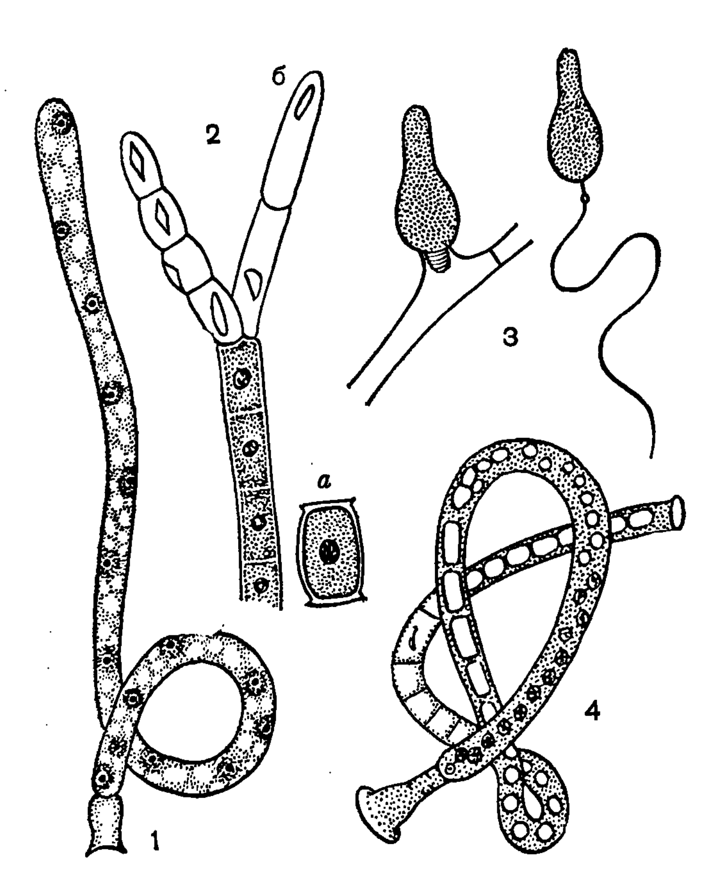


Рис. 49. Трихомицеты:

1 — таллом (общий вид); *2* — ацеллярия (Acellaria): *а* — спорангиоспора, *б* — верхушка таллома с пустыми спорангиями; *3* — спартиелла (Spartiella), конидии с придатками до и после отделения от конидиеносца; *4* — энтеробриус элегантный (Enterobryus elegans), общий вид таллома.

седние клетки нитей или противолежащие клетки параллельно располагающихся нитей. В результате полового процесса образуется толстостенная покоящаяся зигота.

Неясно не только систематическое положение трихомицетов, но и некоторые черты биологии этих своеобразных организмов. Возможно, что многие из них вовсе не паразиты, а облигатные комменсалисты, получающие питание из окружающей их среды в кишечнике или желудке того животного, к которому они прикрепились. Однако у более развитых трихомицетов, обитающих в определенных отделах кишечника двукрылых насекомых, установлена специализация, то есть приуроченность к определенному хозяину и участку пищеварительного тракта.

Исследования представителей этой группы осложняются тем, что до настоящего времени удавалось культивировать в лабораторных условиях только немногие виды.

Главнейшие порядки трихомицетов следующие: амебидиевые (Amoebidiales), эккриновые (Eccrinales), гарпелловые (Harpellales).

ПОРЯДОК АМЕБИДИЕВЫЕ (AMOEBIDIALES)

Это наиболее примитивные представители трихомицетов, имеющие неветвящийся многоядерный таллом без перегородок, который прикрепляется или на поверхности хитиновых покровов насекомых и ракообразных, или к их кишечному тракту. Бесполое размножение совершается веретеновидными или серповидными одноядерными спорами, а также амебоидными клетками, которые могут сливаться друг с другом. Зигота после периода покоя превращается в спорангий.

ПОРЯДОК ЭККРИНОВЫЕ (ECCRINALES)

У эккриновых, обитающих в пищеварительном тракте насекомых, многоножек и ракообразных, таллом или такой же, как у членов предыдущего порядка, или ветвящийся и септированный. Спорангии образуются на вершине таллома друг за другом. В них развиваются или цилиндрические многоядерные споры, сейчас же прорастающие, или округлые одноядерные покоящиеся споры. Они покидают спорангий через отверстие, образующееся сбоку (рис. 49,*2*). Спорангии некоторых видов не образуют спор, а прорастают нитями таллома. Один из распространенных представителей — *ацеллярия* (Acellaria) — может размножаться также артроспорами. При половом процессе у *энтеробриуса* (Enterobryus) сливаются ядра внутри нити, а у некоторых представителей — одноядерные клетки, образующиеся в нити.

ПОРЯДОК ГАРПЕЛЛОВЫЕ (HARPELLALES)

Представители грибов этого порядка поселяются в пищеварительном тракте насекомых, в частности двукрылых. Они имеют талломы из простых или ветвящихся септированных нитей. При бесполом размножении по бокам таллома образуются булавовидные или цилиндрические конидии, снабженные длинными нитевидными придатками. Сначала придатки бывают закрученные, а при созревании конидий они расправляются, и тогда их длина в 3—6 раз превышает длину самих конидий. Вероятно, эти придатки помогают «захватывать» соответствующее животное (рис. 49).

При половом размножении сливаются или две соседние клетки нити, или клетки параллельно расположенных нитей. По-видимому, порядок гарпелловых объединяет наиболее продвинутые в эволюции формы.

В качестве наиболее известных и характерных представителей трихомицетов можно назвать уже упоминавшиеся ацеллярию, энтеробриус, а также *спартиеллу* (Spartiella, рис. 49).

КЛАСС СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, ИЛИ АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCETES)

Сумчатые грибы, или аскомицеты,— один из крупнейших классов грибов. В нем более 30 000 видов, что составляет около 30% всех известных видов грибов. Входящие в этот класс грибы чрезвычайно разнообразны по строению. Сюда относятся, например, дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, и виды с плодовыми телами различной формы и размеров, от микроскопических до крупных, достигающих иногда 10—20 *см* (сморчки, строчки). Но все эти многообразные формы связаны общим происхождением и имеют ряд общих черт, на основании которых они объединяются в этот класс.

Основной признак аскомицетов — образование в результате полового процесса сумок (или асков) — одноклеточных структур, содержащих фиксированное число аскоспор, обычно 8 (рис. 50). Сумки образуются или непосредственно из зиготы (у низших аскомицетов), или на развивающихся из зиготы аскогенных гифах. В сумке происходит слияние ядер зиготы, а затем мейотическое деление диплоидного ядра и образование гаплоидных аскоспор. У высших аскомицетов сумка представляет не только место образования аскоспор, но и активно участвует в их распространении.

Вегетативное тело аскомицетов — разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из многоядерных или одноядерных клеток. В отличие от зигомицетов перегородки (септы) в мицелии аскомицетов образуются упорядоченно, синхронно с делением ядер. Развитие септ происходит от стенок гифы к центру, напоминая сужение диафрагмы в объективе фотоаппарата. В центре септы остается пора (рис. 51), через которую происходит движение цитоплазмы с со скоростью от 1—2 до 25—40 *см/ч*. Некоторые органеллы клетки, даже ядра, могут мигрировать через поры. Наличие пор в септах играет существенную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста.

У некоторых аскомицетов мицелий может распадаться на отдельные клетки или почковаться. У дрожжей (порядок Endomycetales) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующимися, реже делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий. Дрожжеподобный рост наблюдается и у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у грибов-дерматофитов (порядок Eurotiales), тафриновых (порядок Taphrinales), некоторых видов из рода цератостис (порядок Microascales).

Высокоспециализированные экзопаразиты насекомых из порядка лабульбениевых (Laboulbeniales) имеют редуцированный мицелий, а их тело (р е ц е п т а к л) состоит из настоящей ткани.

В состав клеточных стенок аскомицетов, как и у хитридиомицетов и зигомицетов, входит хитин, но его содержание у грибов этого класса ниже и составляет не более 20—25% полисахаридов клеточной стенки (для сравнения: у некоторых хитридиомицетов — до 60%, у зигомицетов — до 37—40%). У некоторых дрожжей (род Schizosaccharomyces) хитин не обнаружен. Бóльшую часть полисахаридов клеточной стенки аскомицетов (80—90%) составляют глюканы — полимеры D-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами. У дрожжей, кроме глюканов, обна-

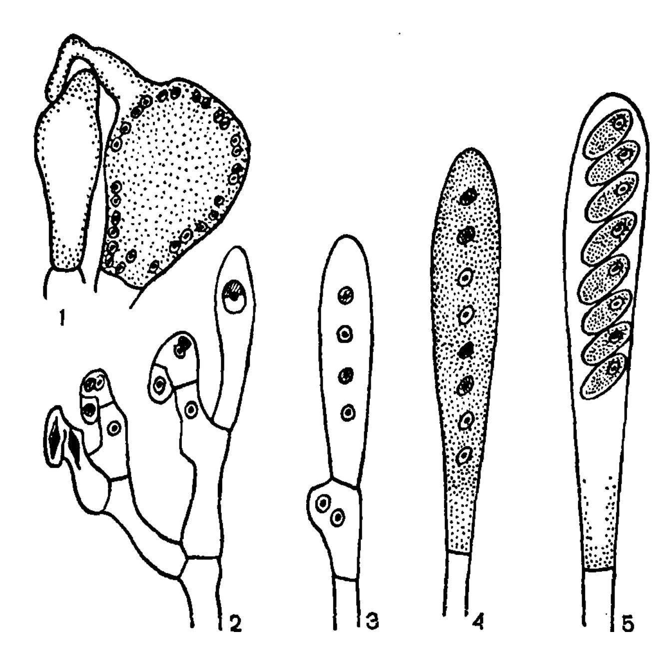


Рис. 50. Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов:

1 — аскогон с трихогиной и антеридий; 2 — развитие сумок по способу крючка; 3 — молодая сумка после мейоза; 4 — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; 5 — зрелая сумка с аскоспорами.

ружены маннаны — полимеры маннозы. Целлюлоза у аскомицетов не обнаружена, за исключением двух видов из рода цератоцистис.

В цикле развития аскомицетов большую роль играет бесполое размножение. Споры бесполого размножения (конидии) образуются на гаплоидном мицелии экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах различного строения. Конидиальные спороношения аскомицетов очень разнообразны по морфологии. Конидиеносцы образуются одиночно на мицелии, соединяются в пучки (к о р е м и и) или подушечки (с п о р о д о х и и), развиваются плотным слоем на поверхности сплетения гиф (ложа) или внутри шаровидных либо грушевидных споровместилищ с отверстием на вершине (п и к н и д ы). Типы конидиальных спороношений и различные способы образования конидий подробно описаны в главе о дейтеромицетах, или несовершенных грибах (стр. 370).

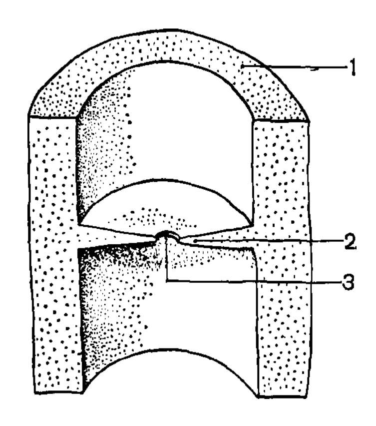


Рис. 51. Септа (перегородка) в мицелии аскомицета:

1 — наружная стенка гифы; 2 — септа; 3 — пора.

Конидиальные спороношения развиваются в период вегетации грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов — паразитов растений они обычно образуются на живом растении, а сумчатые спороношения, за немногими исключениями,— после отмирания растения или его частей, в конце периода вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомицетов конидиальное спороношение неизвестно, у других оно преобладает в цикле развития. В отдельных группах этого класса наблюдается редукция полового процесса и сумчатая стадия образуется редко. Иногда ее трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов. Поэтому многие аскомицеты как в природе, так и в коллекциях культур мы чаще встречаем в их конидиальной стадии. Это отражается и на их названиях. Конидиальные стадии многих аскомицетов имеют самостоятельные видовые наименования, и в литературе мы чаще встречаем их именно под этими названиями, а не под названиями сумчатых стадий. Например, широко используемый в генетических исследованиях аскомицет Emericella nidulans более известен как Aspergillus nidulans. Распространенный в почве и на различных целлюлозосодержащих субстратах аскомицет Hypocrea rufa обычно называют Trichoderma viride по его конидиальной стадии. Особенно распространено это для фитопатогенных аскомицетов: название Fusarium solani вместо Nectria haematococca, Helminthosporium sativum вместо Cochliobolus sativus и т. д. В Международном кодексе ботанической номенклатуры, который регулирует употребление названий растений, содержится даже специальный пункт, разрешающий использовать наряду с основным видовым названием аскомицета (по его сумчатой стадии) название его конидиальной стадии в тех случаях, когда речь идет именно об этой стадии гриба. Это единственный случай, когда для разных стадий в цикле развития одного организма допускаются самостоятельные видовые названия.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в гаплоидной конидиальной стадии, половые стадии неизвестны. Такие грибы относят к классу дейтеромицетов, или несовершенных грибов.

Половой процесс, типичный для аскомицетов,— гаметангиогамия, т. е. слияние двух

гаметангиев — специализированных клеток, не дифференцированных на гаметы.

У низших аскомицетов (подкласс Hemiascomycetidae) половой процесс сходен с зигогамией у зигомицетов. Гаметангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы и представляют выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу происходит кариогамия и сумка развивается непосредственно из зиготы. Однако, в отличие от зигомицетов, в многоядерных гаметангиях сливаются только два ядра (нет множественной кариогамии), зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития низших аскомицетов, следовательно, есть только гаплоидная и диплоидная стадии (рис. 52).

Для высших аскомицетов (подклассы Euascomycetidae и Loculoascomycetidae) характерны дифференциация и усложнение строения гаметангиев. Образуются одноклеточный антеридий и аскогон, обычно с трихогиной. При оплодотворении содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола не сливаются сразу, а объединяются попарно, образуя дикарионы. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Аскогенные гифы ветвятся и разделяются на двухъядерные клетки. На концах аскогенных гиф развиваются сумки (см. рис. 50). Конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разного пола остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, а другое — в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и может происходить повторное образование крючка. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Она увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится редукционно, за мейозом следует еще одно, митотическое деление, и вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры.

По способу образования аскоспоры аскомицетов отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомицетов. Первые образуются по способу так называемого «свободного образования клеток»— часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой; при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия. Аскоспоры в сумке окружены не использованной на их формирование цитоплазмой — э п и п л а з м о й. К моменту созревания аскоспор в эпиплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке воз-

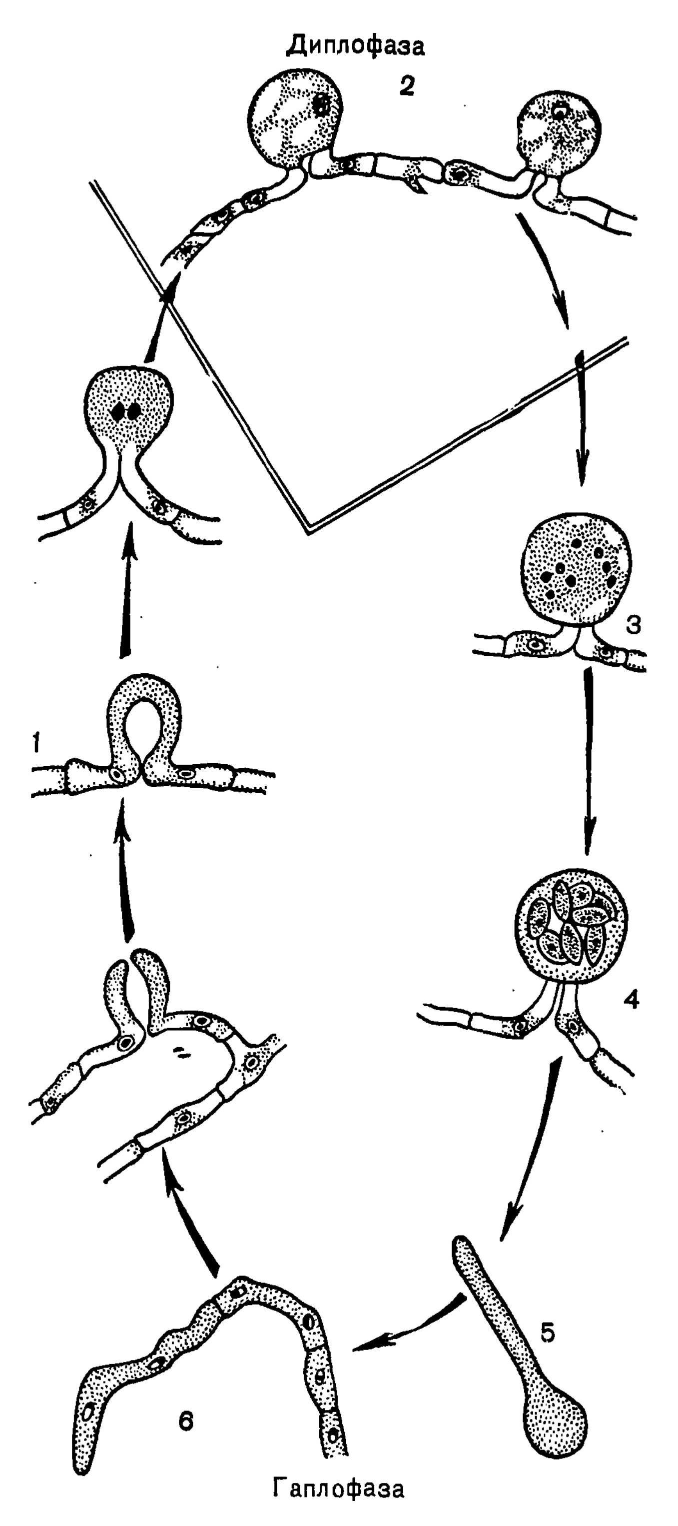


Рис. 52. Цикл развития гемиаскомицетов на примере эремаскуса фертильного (Eremascus fertilis):

1 — слияние гаментангие ; *2* — зигота; *3* — молодая сумка с восемью гаплоидными ядрами; *4* — зрелая сумка с восемью аскоспорами *5* — прорастающая аскоспора *6* — гаплоидный мицелий.

растает (у некоторых видов — до 10—13 *атм*, по Ц. Ингольд, 1959) и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от десятых долей миллиметра до нескольких десятков сантиметров.

Образование аскогенных гиф увеличивает число сумок, а следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Образование сумок по способу крючка с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или слоем, что очень важно при активном освобождении аскоспор.

У некоторых аскомицетов (например, из порядка эуроциевых) сумки образуются на аскогенных гифах иными способами — цепочками по ходу аскогенных гиф, из их конечных клеток или боковых выростов.

В цикле развития высших аскомицетов чередуются, таким образом, три стадии: длительная — гаплоидная, в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная — дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая — диплоидная (молодая сумка с диплоидным ядром).

Для многих аскомицетов характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого класса антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии, вегетативные гифы, а часто мелкие специализированные клетки, называемые спермациями. Спермации нередко образуются на другой особи, на значительном расстоянии от аскогона и переносятся на трихогину токами воздуха, дождем, насекомыми. Трихогина некоторых аскомицетов хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа (Ascobolus stercorarius, Podospora anserina, виды Neurospora). Спермaтизация обнаружена в разных группах аскомицетов, например у некоторых гелоциевых, видов из родов Ascobolus и Gelasinospora, в порядке лабульбениевых и у других.

В том случае, когда отсутствуют оба гаметангия, образование дикариона происходит в результате слияния клеток обычных вегетативных гиф одного или двух совместимых мицелиев — соматогамии (например, у Sclerotinia sclerotiorum).

Среди аскомицетов есть гомоталличные и гетероталличные виды, причем гетероталлизм здесь всегда биполярный (двухаллельного типа).

В сумке аскомицетов обычно образуется 8 аскоспор. Однако наблюдаются многочисленные отклонения от типа: например, происходит образование только четырех гаплоидных ядер и соответственно четырех аскоспор (Endomyces magnusii) или часть образовавшихся ядер дегенерирует и число аскоспор за счет этого сокращается (Verpa bohemica). Образование большего числа аскоспор происходит или при большем числе делений ядра (например, у Podospora — семь делений ядра и соответственно 128 аскоспор в сумке), или в результате почкования аскоспор в сумке (например, у тафриновых), или их распада на клетки (у некоторых гипокрейных).

Форма аскоспор очень разнообразна — от шаровидных или эллипсоидальных до нитевидных (Rhytisma, Claviceps). Аскоспоры могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже — поперечные и продольные перегородки (муральные споры).

У некоторых аскомицетов аскоспоры имеют разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например слизистые придатки аскоспор копрофильных грибов из рода Podospora или аскоспор сапрофитных морских аскомицетов Ceriosporiopsis halima, Remispora maritima и др.

По строению оболочки и функциям сумки аскомицетов делят на две большие группы — прототуникатные и эутуникатные. Прототуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, освобождая аскоспоры пассивно. Такая сумка служит только местом формирования спор, но не участвует активно в их распространении. Эутуникатные сумки характеризуются более плотными оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрывания сумки. Они активно участвуют в распространении аскоспор (активное выбрасывание спор из сумки). По строению оболочки эутуникатные сумки могут быть двух типов: унитуникатные и битуникатные. У унитуникатных сумок оболочка относительно тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок имеется обычно апикальный аппарат различного строения, служащий для их вскрывания. Битуникатные сумки имеют ясновыраженную двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев. При созревании аскоспор наружный слой оболочки разрушается, начиная с вершины; внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и происходит активное выбрасывание аскоспор.

Форма сумок округлая или овальная (у гемиаскомицетов и аскомицетов с замкнутыми плодовыми телами) или цилиндрическая (у аскомицетов с активным выбрасыванием аскоспор).

У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии, а у высших —

в специальных вместилищах — плодовых телах (рис. 69). Различают следующие типы плодовых тел: клейстотеций (полностью замкнутое плодовое тело), перитеций (полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине) и апотеций (открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен слой сумок и парафиз). Клейстотеции, перитеции и апотеции — настоящие плодовые тела, развитие которых происходит по аскогимениальному типу — образование их оболочки (перидия) происходит одновременно с развитием аскогенных гиф и сумок.

Настоящие плодовые тела могут развиваться как непосредственно на мицелии, так и на стромах — плотных сплетениях гиф различной формы, размера и консистенции. Однако они всегда имеют собственный перидий, заметный хотя бы на ранних стадиях развития плодового тела.

Кроме настоящих плодовых тел, аскомицеты образуют аскостромы, развитие которых происходит по асколокулярному типу. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и образующиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость — локулу. Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Ткань стромы над локулой разрушается и образуется отверстие, через которое освобождаются аскоспоры. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственного перидия — их оболочкой служит плектенхима стромы.

На основании отсутствия или наличия плодовых тел и способов их образования класс аскомицеты делят на три подкласса:

Подкласс Голосумчатые, или Гемиаскомицеты (Hemiascomycetidae). Плодовые тела отсутствуют. Сумки образуются непосредственно на мицелии, прототуникатные.

Подкласс Эуаскомицеты (Euascomycetidae). Сумки образуются в клейстотециях, перитециях или апотециях, прототуникатные или унитуникатные.

Подкласс Локулоаскомицеты (Loculoascomycetidae). Сумки образуются в аскостромах, битуникатные.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех географических областях, на всех доступных для грибов субстратах. Они обитают как сапрофиты в почве, в лесной подстилке, на разнообразных растительных субстратах (древесина, отмершие растения и т. п.). Некоторые группы аскомицетов заняли своеобразные экологические ниши, недоступные для других грибов. Например, кератинофильные грибы, развивающиеся на различных субстратах животного происхождения, содержащих кератин. Некоторые аскомицеты обитают в морях или пресных водоемах на погруженной в воду древесине. Сапрофитные аскомицеты активно участвуют в минерализации органических веществ в природе, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу. Многие сапрофитные аскомицеты вызывают плесневение и порчу разнообразных материалов и изделий, а также пищевых продуктов.

Многочисленные аскомицеты паразитируют на различных организмах — на растениях (грибах, водорослях, лишайниках и высших), а также на животных и человеке, нередко вызывают серьезные заболевания.

Многие представители этого класса имеют большое экономическое значение как продуценты антибиотиков, алкалоидов, ростовых веществ (гиббереллинов), витаминов (рибофлавина и др.), ферментов, кормового белка, а также как возбудители спиртового брожения. Наконец, многие аскомицеты широко используются сейчас в качестве объектов генетических и биохимических исследований.

ПОДКЛАСС ГОЛОСУМЧАТЫЕ, ИЛИ ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ (HEMIASCOMYCETIDAE)

К небольшому подклассу голосумчатых грибов относятся примитивные аскомицеты, у которых отсутствуют плодовые тела и сумки развиваются одиночно или слоем непосредственно на мицелии.

Подкласс включает два порядка. Для первого из них — порядка эндомицетовых (Endomycetales) — характерно образование на мицелии одиночных сумок, развивающихся из зиготы без участия аскогенных гиф. У многих эндомицетовых грибов настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием или (значительно реже) делением. В этом случае сумки представляют одиночные клетки. К эндомицетовым относятся как типичные гаплобионты (семейства Dipodascaceae, Endomycetaceae, часть грибов семейств Saccharomycetaceae и Spermophthoraceae), так и виды с продолжительной диплоидной стадией (например, Saccharomyces cerevisiae, Spermophthora gossypii —

гапло-диплобионты) и некоторые грибы с доминирующей диплоидной стадией в цикле развития — диплобионты (например, Saccharomycodes).

Порядок тафриновых (Taphrinales) формально относится к гемиаскомицетам, так как его представители образуют сумки не в плодовых телах, а на мицелии, плотным слоем под кутикулой растения-хозяина. Однако тафриновые существенно отличаются от остальных гемиаскомицетов тем, что в их цикле развития преобладает дикарионтическая фаза. Более того, сумки у тафриновых не прототуникатные, как у остальных гемиаскомицетов, а эутуникатные, с открывающейся крышечкой. Поэтому некоторые микологи, например Э. Гойман (1964), Э. Мюллер (1971), относят этот порядок к эуаскомицетам. Возможно, у тафриновых плодовые тела утрачены в результате их приспособления к паразитизму.

Кроме двух указанных порядков, к гемиаскомицетам примыкают порядки протомицетовых (Protomycetales) и аскосферовых (Ascosphaerales), положение которых в системе пока неясно. Предполагают, что эти группы происходят от общих с аскомицетами предков, но представляют боковые слепые эволюционные ветви.

ПОРЯДОК ЭНДОМИЦЕТОВЫЕ (ENDOMYCETALES)

Большинство представителей эндомицетовых грибов развивается как сапрофиты на поверхности плодов и вегетативных частей растений, в истечениях деревьев, в нектаре цветков, широко распространены в почвах. Некоторые грибы встречаются в ассоциации с насекомыми. Паразитов в этой группе немного (например, Spermophthora gossypii, паразитирующий в коробочках хлопчатника, Endomyces decipiens — паразит на пластинках некоторых агариковых). Большое практическое значение имеют дрожжи — возбудители спиртового брожения, а также продуценты некоторых витаминов (например, Eremothecium ashbyi — продуцент рибофлавина, образующий до 6 *г* этого витамина на 1 *л* культуры).

У представителей небольшого по объему семейства диподасковых (Dipodascaceae), включающего 3 рода, на естественных субстратах и в культуре на питательных средах образуется хорошо развитый, ветвящийся мицелий, а на нем — цилиндрические многоспоровые сумки. Виды этого семейства обитают в слизистых истечениях растений, на древесине, в почве, в ассоциациях с насекомыми, с кольчатыми червями и не имеют практического значения. Но эта группа представляет большой теоретический интерес как возможное связующее звено между аскомицетами и их гипотетическими предками, близкими к современным зигомицетам. Наиболее детально в этом плане изучен род *диподаскус* (Dipodascus).

Беловатый диподаскус (Dipodascus albidus) был найден в 1892 г. Г. Лагерхеймом в слизистых истечениях растения из семейства бромелиевых. Позднее этот вид был обнаружен в различных частях Европы, Азии и Америки в экскудатах на пнях различных деревьев (березы, граба, бука и др.). Хорошо развитый мицелий этого гриба состоит из крупных (до 100 *мкм* длиной) многоядерных клеток. На нем сначала развивается бесполое спороношение — многоядерные артроспоры в цепочках, а затем многоядерные гаметангии, различающиеся по размеру. Сливаясь, они образуют зиготу, сразу же развивающуюся в удлиненную, суженную на вершине сумку (рис. 53).

Освобождение аскоспор происходит пассивно. Они окружены слизистой обверткой, при ее набухании сумка растягивается и разрывается на вершине. Аскоспоры выходят из сумки и собираются на ее вершине в шарик, склеенный слизью. Они прорастают через 24—36 *ч* в капле воды или на подходящем субстрате.

У двух других видов — *одноядерного диподаскуса* (Dipodascus uninucleatus), обнаруженного в Канаде и США на куколках фруктовой дрозофилы, и *собранного диподаскуса* (Dipodascus aggregatus), встречающегося в Европе и Северной Америке в личиночных галереях короедов, — мицелий состоит из одноядерных клеток. Гаметангии также одноядерны.

Таким образом, развитие спор полового размножения у диподасковых имеет большое сходство с наблюдаемым у зигомицетов. Как и у зигомицетов, здесь может происходить слияние многоядерных гаметангиев (Dipodascus albidus), сменяющихся в процессе эволюции одноядерными (Dipodascus uninucleatus). Однако при слиянии многоядерных гаметангиев диподасковых не происходит множественной кариогамии (слияние ядер), а сливаются только два ядра. Здесь следует отметить, что уже у некоторых зигомицетов (род Endogone) при гаметангиогамии сливаются только два ядра, а остальные ядра многоядерных гаметангиев дегенерируют. Сумка аскомицетов гомологична зародышевому спорангию зигомицетов, у диподасковых же их сходство увеличивается еще и тем, что количество аскоспор в сумке может достигать нескольких десятков и не фиксировано строго, как у остальных аскомицетов.

Однако у диподасковых есть и существенные отличия от зигомицетов. Зигота перед прорастанием не переходит в состояние покоя, а сразу превращается в сумку. Образование аскоспор

происходит по способу, типичному для аскомицетов («свободное образование клеток»).

Переходный характер семейства диподасковых в известной мере подтверждается результатами биохимических исследований, в частности изучением первичных структур ДНК.

Собранный диподаскус образует интересную в биологическом отношении ассоциацию с некоторыми короедами (Л. Р. Батра, 1959). Запах гриба привлекает жуков, а клейкая обвертка аскоспор обеспечивает их перенос жуками. Этот вид обнаружен как в личиночных ходах короедов, так и в почве (под пораженными короедами деревьями), куда его споры вымываются дождем. Предполагают, что зимующей стадией гриба являются аскоспоры, которые сохраняют жизнеспособность в почве более 15 месяцев.

В семействе эндомицетовых (Endomycetaceae), в отличие от предыдущего, число спор в сумке строго фиксировано и равно восьми или меньше. Среди этой группы преобладают сапрофиты на богатых сахаром субстратах, отдельные виды паразитируют на грибах и животных. Некоторые эндомицетовые грибы используют в странах Азии и Африки для брожения, но в целом группа не имеет практического значения.

Мицелий у представителей этого семейства может состоять из хорошо развитых гиф (род Eremascus), частично распадаться на артроспоры (род Endomyces) либо почковаться (род Endomycopsis).

У грибов рода *эремаскус* (Eremascus) гаметангиогамия сходна с таковой у диподасковых. Гаметангии представляют отростки клеток мицелия, содержащие по одному ядру, они сливаются, зигота отделяется перегородками от оснований гаметангиев и превращается в восьмиспоровую сумку. У *эндомицеса Магнуса* (Endomyces magnusii), обитающего в соке деревьев, образование сумок в типе такое же, но гаметангиогамия гетерогамная. Некоторые эндомицетовые образуют сумки апомиктически, например Endomyces decipiens, паразитирующий на пластинках осеннего опенка, или *весенний эндомикопсис* (Endomycopsis vernalis), часто встречающийся в соке березы, а также в почве и образующий в культуре большое число дрожжеподобных клеток.

Endomyces geotrichum, встречающийся часто в почве и на различных органических субстратах, образует обильные артроспоры (бесполое спороношение — Geotrichum candidum), гомоталличен, но самостерилен. Его сумки содержат по одной аскоспоре. Этот гриб может поражать плоды различных растений, например вызывать гниль плодов цитрусовых и томатов. Его мицелий интенсивно развивается в ткани плодов и через 5 дней образует обильные артроспоры, а иногда и сумки с аскоспорами.

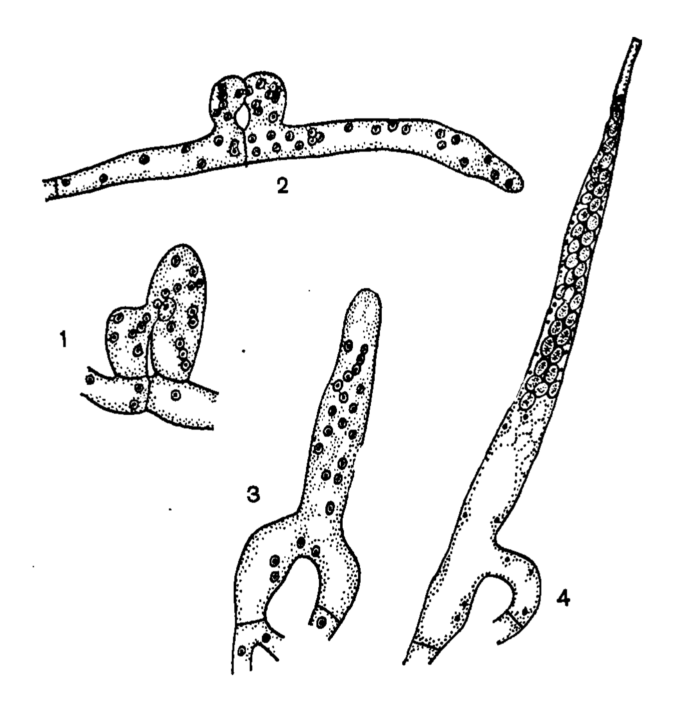


Рис. 53. Диподаскус беловатый (Dipodascus albidus):
1, 2 — слияние гаметангиев; *3* — молодая сумка с гаплоидными ядрами; *4* — зрелая сумка с многочисленными аскоспорами.

У распространенного в Китае *эндомицеса Линднера* (Endomyces lindneri), сбраживающего сахарозу и многие моносахариды, зигота не всегда образует сумку сразу, а иногда дает короткую, даже ветвящуюся гифу, на которой образуются сумки. Гифа напоминает по функции аскогенные гифы высших аскомицетов, но, в отличие от них, содержит диплоидные ядра, а не дикарионы.

Увеличение числа сумок, образующихся из одной зиготы, может происходить у эндомицетовых и другим путем. У *одонтиевого мириогониума* (Myriogonium odontiae), паразитирующего на плодовых телах базидиомицета одонтия (Odontia), впервые у аскомицетов встречается образование сумки по способу крючка.

Таким образом, семейство эндомицетовых представляет переходную группу от диподасковых к высшим аскомицетам (образование сумки по способу крючка, примитивной аскогенной гифы), с одной стороны, и к своеобразной группе грибов, вегетативное тело которых состоит из одиночных клеток (сумчатым дрожжам), с другой стороны.

СЕМЕЙСТВО САХАРОМИЦЕТОВЫЕ (SACCHAROMYCETACEAE)

Представители семейства сахаромицетовых (Saccharomycetaceae) не образуют типичного мицелия, их вегетативные клетки почкуются

или делятся. Аскоспоры образуются в сумках, представляющих одиночные клетки. У многих дрожжей в цикле развития удлиняется диплоидная фаза, а у некоторых она преобладает.

Под общим названием д р о ж ж и с этими грибами часто объединяют почкующиеся или делящиеся грибы, не образующие сумчатой стадии (аспорогенные дрожжи). Некоторые из таких несовершенных дрожжей имеют родственные связи с базидиальными грибами.

Дрожжами называют грибы, которые существуют на протяжении всего или большей части жизненного цикла в виде раздельных одиночных клеток. Дрожжи обладают всеми основными свойствами и признаками грибных организмов, являясь органотрофными эукариотами с абсорбционным типом питания, но одноклеточное их строение влечет за собой ряд последствий. Одноклеточные организмы имеют более высокую скорость обмена веществ (в расчете на единицу массы), чем мицелиальные грибы, благодаря большему значению отношения площади поверхности к объему.

Дрожжи растут и размножаются с большой скоростью, вызывая при этом существенные изменения в окружающей среде. Наиболее известный для дрожжей процесс спиртового брожения был причиной широкого практического использования дрожжей с давних времен. Именно это их свойство привело к тому, что дрожжи исторически всегда рассматривают отдельно от других грибов. Автономность группы дрожжей в научном отношении поддерживается также тем, что методы их изучения более сходны с бактериологическими, чем микологическими. Однако дрожжи сохраняют до сих пор самостоятельность среди других грибов скорее лишь по традиции, чем по общебиологическому принципу. Постоянное обнаружение все большего числа новых переходных и промежуточных форм среди мицелиальных грибов и дрожжей делает все более трудным и условным проведение границ между теми и другими.

Филогенетические связи обнаруживаются у дрожжей как с сумчатыми (аскомицетами), так и с базидиальными грибами. Подразделение дрожжей на группы, размещающиеся в разных классах грибов (Ascomycetes или Basidiomycetes), базируется главным образом на способах их полового размножения. Дрожжи, у которых половой цикл не обнаружен, временно относят к классу несовершенных грибов (Fungi Imperfecti, или Deuteromycetes) (стр. 370).

В современной грибной таксономии имеется тенденция объединять все дрожжевые и дрожжеподобные организмы в один особый класс Endomycetes, включающий грибы, у которых гаплоидная фаза представлена почкующимися клетками, плодовые тела отсутствуют, а половой процесс соматогамного типа (копуляция соматических клеток, а не специализированных гамет). Образующаяся в результате соматогамии зигота или непосредственно превращается в спорангий (сравните с сумкой аскомицетов), или прорастает дикариотическим мицелием, на котором образуются телиоспоры, дающие начало промицелию со споридиями (сравните с базидией базидиомицетов).

Таким образом, термин «дрожжи» не имеет номенклатурной ценности и не признан в ботанической таксономии. Термины, которыми обозначают дрожжи в разных языках, так или иначе связаны с явлениями или процессами, сопровождающими брожение. Французское levure происходит от латинского levere, означающего подъем, т. е. вспенивание жидкости при брожении за счет выделения углекислого газа. Немецкое Hefe имеет в основе глагол heben — поднимать, а английское yeast и родственное голландское gist происходят от греческого zestos — кипение, пена. В русском языке термин «дрожжи» имеет корень, общий со словами «дрожь», «дрожать», которые применимы в описании вспенивающейся бродящей жидкости.

Общность происхождения терминов, отражающих функции дрожжевых организмов и процессы брожения, свидетельствует о том, что человек издавна связывал их между собой. По-видимому, бродильные процессы были первыми на пути использования человеком деятельности микроскопических существ. Можно считать, что дрожжи — это самые древние из культивируемых человеком растений.

Применение дрожжей для приготовления алкогольных напитков из соков фруктов и ягод, из зерен злаков (после их осахаривания) уходит корнями в доисторические времена. Археологические раскопки в Египте и Двуречье обнаруживают хорошо сохранившиеся остатки пивоварен и хлебопекарен, которые были построены за 2000 и даже 6000 лет до н. э. Известно, что в древнем Вавилоне была развита техника получения солода и пивоварение, ассирийцы умели готовить вино еще за 3500 лет до н. э. Легенды древних греков говорят о том, что искусство приготовления вина было даровано людям богом Дионисом.

Первый открыл причинную связь между брожением и дрожжами основоположник микробиологии Л. П а с т е р, обобщивший свои взгляды и наблюдения в знаменитой книге «Etudes sur la biere» («Очерки о пиве»), опубликованной в 1876 г. Л. П а с т е р установил, что брожение, являясь энергетическим процессом, заменяет дыхание тем организмам, которые живут в анаэробных условиях: «La fermentation est vie sans air» («Брожение есть жизнь без воздуха»). Еще за 10 лет до этого (1866) Пастер

опубликовал «Исследования о вине, его болезнях и причинах, которые их вызывают. Новые способы сохранения и старения вина». На русском языке этот труд впервые полностью был опубликован в 1960 г. в двухтомном издании Академии наук СССР (Луи Пастер. Избранные труды). В нем имеются иллюстрации, на которых изображены дрожжевые клетки, а также дано описание способов и аппаратов для стерилизации вина. Предложенный Пастером метод стерилизации для сохранения вина путем прогрева при 50—60 °С получил название пастеризации — приема, который широко применяется сейчас в разных отраслях пищевой промышленности.

Как живые существа дрожжи были описаны задолго до открытия Пастера. Первым увидел их голландец Антони ван Левенгук. Рисунки дрожжевых клеток с описаниями он направил в 1680 г. в Королевское общество в Лондон. Эту дату связывают с открытием мира микроорганизмов.

Значение факта обнаружения Левенгуком дрожжей не было понято ни его современниками, ни учеными последующих поколений в течение 150 лет. Научно-ботанические описания дрожжей, их строения и размножения были сделаны только в 30-х годах прошлого столетия почти одновременно К. Латуром во Франции (1838) и Т. Шванном (1837, 1839) и Ф. Кютцингом (1837) в Германии. В результате этих работ дрожжи были отнесены к грибам. Хотя уже первые исследователи дрожжей видели в них структуры, которые были ими определены как споры, на роль спор в размножении обратили внимание значительно позже де Сенез (1868) и Рисс (1869—1870).

Рисс назвал спорообразующие дрожжи «сахарными грибами» (Saccharomyces). Это название, ранее использованное Мейеном (1837) для почкующихся дрожжей, сохраняется до сих пор за одним из самых известных и хорошо изученных родов дрожжевых организмов, к которым относятся все так называемые «культурные» дрожжи (винные, пивные, пекарские).

Морфолого-систематические исследования дрожжей, описания многих новых видов, выделенных из природных источников, и разработка первых классификационных схем связаны с именем датского ботаника Э. Х. Хансена, работавшего на протяжении 30 лет в конце прошлого и начале нашего столетия. Работами Хансена не только заложено начало совершенно новой эры в биологии дрожжей, но и капитально перестроена технология брожения. Никто из его предшественников, в том числе и Пастер, не работал с чистыми культурами. Хансен разработал метод получения чистых культур из одной клетки и показал, что отдельные штаммы сильно различаются по физиологическим свойствам. Только внедрение чистых культур дало возможность получать пиво устойчивого качества, а пивоварение после этого стало развиваться как широкая промышленная отрасль.

Серия работ по систематике дрожжей выполнена так называемой голландской (делфтской) школой микробиологов, выпустивших в свет несколько изданий определителей дрожжевых организмов.

На русском языке (и в немецком переводе) имеется хорошо известная специалистам монография В. И. Кудрявцева «Систематика дрожжей» (1954).

В конце 60-х — начале 70-х годов таксономисты разных стран объединяют усилия для проведения общей классификации дрожжей, соответствующей современному уровню знаний об этих организмах. В результате появляется в Амстердаме издание книги «Дрожжи» (1970) под общей редакцией Дж. Лоддер с участием 13 авторов. В этой книге описано свыше 360 видов дрожжей и 39 родов.

Широкие цитологические исследования дрожжей, начатые французским ученым А. Гийермоном в начале столетия, активно развивались в Советском Союзе Г. А. Надсоном и его учениками. Новая область цитологических исследований была открыта благодаря разработке и внедрению методов люминесцентной микроскопии М. Н. Мейселем.

Если начало физиологическому направлению в изучении дрожжей положили работы Л. Пастера, то первым фактом, явившимся основой для биохимических исследований, следует считать открытие братьями Бюхнер в 1897 г. зимазного комплекса. Они пытались приготовить экстракт из пивных дрожжей для медицинских целей и для этого растирали дрожжи с трепелом, а затем на механическом прессе отжимали сок. Добавив к бесклеточному соку в качестве консерванта сахар, они обнаружили с удивлением, что сок начал бродить. Фактор, ответственный за бесклеточное брожение, был назван зимазой и состоял, как теперь известно, из смеси энзимов. Слово «энзим» происходит из греческого языка и означает «в дрожжах». Открытие зимазного комплекса— это начальная веха в развитии биохимии. Вскрытие механизма спиртового брожения показало, что аналогичные реакции гликолиза лежат в основе того процесса, благодаря которому любой живой организм получает из сахара энергию для жизни.

Вклад дрожжей в развитие биологических наук огромен. Дрожжи — прекрасная модель для изучения многих процессов и явлений.

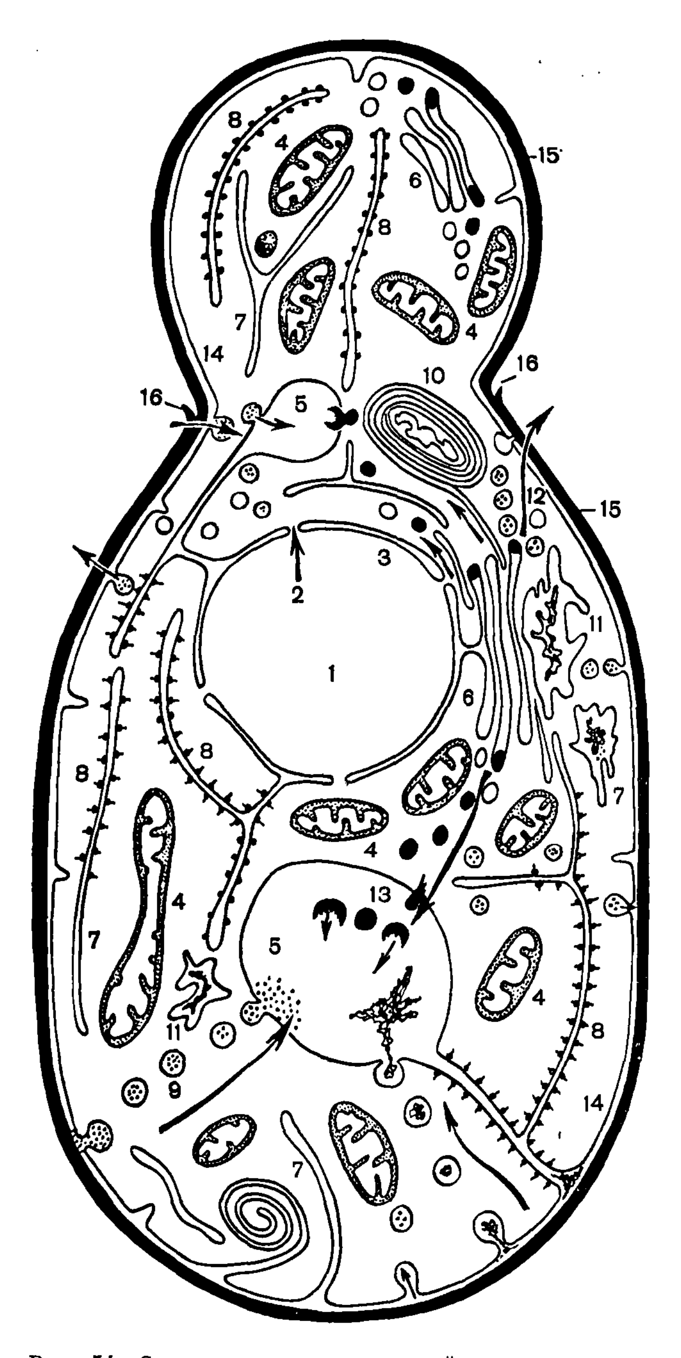


Рис. 54. Схема строения дрожжевой клетки:

1 — ядро с ядерной порой (*2*) и мембраной (*3*); *4* — митохондрии; *5* — вакуоля; *6* — мембраны комплекса Гольджи; *7* и *8* — гладкий и шероховатый эндоплазматический ретикулум; *9* — пиноцитозные пузырьки; *10* — сегрегационные гранулы; *11* — фагосомы; *12* — выделительные пузырьки; *13* — липидные включения; *14* — цитоплазматическая мембрана; *15* — клеточная стенка; *16* — кольцевой валик шрама почкования.

На дрожжевых объектах выполнены первые исследования по радиобиологии (Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов), сделаны цитологические и генетические открытия (цитоплазматическая наследственность, генетическая самостоятельность митохондрий и др.), имеющие общебиологическое значение.

Промышленное использование дрожжей базируется прежде всего на их способности превращать сахар в спирт и углекислоту, а также на их воздействии на зерновые и молочные продукты. Главную роль дрожжи играют в производстве пива, вина, сидра; в получении путем дистилляции крепких спиртных напитков (водка, виски, бренди, коньяк, джин, ликеры); в хлебопекарной промышленности. В последние годы к старым технологическим процессам добавились новые: производство промышленного спирта из отходов целлюлозо-бумажной промышленности или мелассы; получение дрожжевой биомассы или дрожжевых экстрактов для использования в качестве кормовых или пищевых добавок; применение дрожжей как фармацевтического продукта для лечебных целей (главным образом из-за высокого содержания витаминов группы В); получение из дрожжей или с помощью дрожжей различных ценных биохимикатов, например эргостерина (витамина D_2), липидов, нуклеиновых кислот, ферментов и коферментов, органических кислот.

Для характеристики масштабов производства и использования дрожжей можно привести в качестве примера тот факт, что одних только пекарских дрожжей ежегодно в мире производят не менее 700 000 *т*, а сухих кормовых дрожжей — приблизительно 200 000 *т*. В будущем производство дрожжей будет еще расширяться, особенно в связи с обнаружением новых источников сырья для дрожжевых производств (например, углеводороды нефти).

Итак, дрожжи всегда, сколько помнит себя человечество, его неизменные спутники и друзья. Они помогают человеку и сегодня. Еще больше можно ждать от них в будущем, так как знания наши об этих удивительных организмах еще далеко не полные.

Дрожжи в культурах на плотных питательных средах растут в виде колоний разного цвета, формы и консистенции (табл. 13), а в жидких средах образуют муть, пленки и осадки. Колонии дрожжей на первый взгляд мало отличаются от бактериальных: они не опушены воздушным мицелием как у актиномицетов и грибов и чаще всего бывают гладкими, густыми и плотными или реже — слизистыми, растекающимися. По цвету они могут быть чисто-белыми, буровато-бежевыми, коричневыми (при спорообразовании) или яркими, окрашенными во все тона желто-оранжево-красного цвета. Описанные так называемые «черные дрожжи» не являются на самом деле дрожжами, а представляют собой дрожжевидные стадии разных темноцветных грибов.

Таллом дрожжей в наиболее простой форме представляет одну клетку. Эта клетка имеет все основные структуры, характерные для грибов (рис. 54). Иногда клетки могут объединяться в различные более или менее прочные структуры в виде ложного или настоящего мицелия. Способ организации клеток в такие структуры может быть характерным для некоторых видов и родов дрожжей (табл. 14).

Размеры одиночных дрожжевых клеток лежат в пределах от 1 до 10 *мкм*, чаще 3—7 *мкм*. При образовании мицелия или вытянутых клеток псевдомицелия длина их может достигать 20 и даже 50 *мкм*, в то время как ширина остается более постоянной и обычно не превышает 10 *мкм*.

Форма дрожжевой клетки в значительной степени зависит от способа вегетативного размножения. Оно может происходить путем почкования, деления и почкующегося деления. При почковании возникают круглые, яйцевидные или овальные клетки (рис. 55,*1*). Почкование — наиболее характерный и широко распространенный у дрожжей способ вегетативного размножения. Начинается почкование с появления на поверхности клетки небольшого сферического выроста, который увеличивается в размерах и как бы «отшнуровывается» от материнской клетки, оставляя на ней шрам, или почечный рубец.

Одна клетка может иметь до 3—4 десятков почечных рубцов, по числу дочерних клеток. На вновь образовавшейся молодой клетке сохраняется шрам рождения, менее заметный, чем почечный рубец. Первая почка на новой клетке появляется, как правило, на противоположном полюсе от шрама рождения. Почки у многих видов и родов дрожжей возникают неупорядоченно, т. е. на любой части поверхности клетки, по одной или по две и более одновременно. Такой тип почкования принято называть многосторонним, а в последнем случае — множественным (рис. 51,*2*). Иногда почки закладываются по полюсам, или на широком основании, но затем почкование заканчивается обычным образом (рис. 55,*3*,*4*). Среди почкующихся дрожжей есть такие, которые выделяются в самостоятельные роды из-за особой формы их клеток. Это дрожжи с треугольными (Trigonopsis), серповидными (Selenotila) или стреловидными (Brettanomyces) клетками (рис. 55,*5—7*). В результате почкования без отделения клеток у некоторых дрожжей возникают структуры примитивного или хорошо развитого ложного мицелия с бластоспорами и бластоконидиями (рис. 55,*9*). Последнее характерно для рода *кандида* (Candida).

Почкующееся деление отличается от истинного почкования тем, что почка, закладывающаяся на широком основании и обычно у одного из полюсов, после созревания не «отшнуровывается», а «откалывается» по образующейся в перешейке поперечной перегородке (рис. 55,*10*). Клетки при этом приобретают

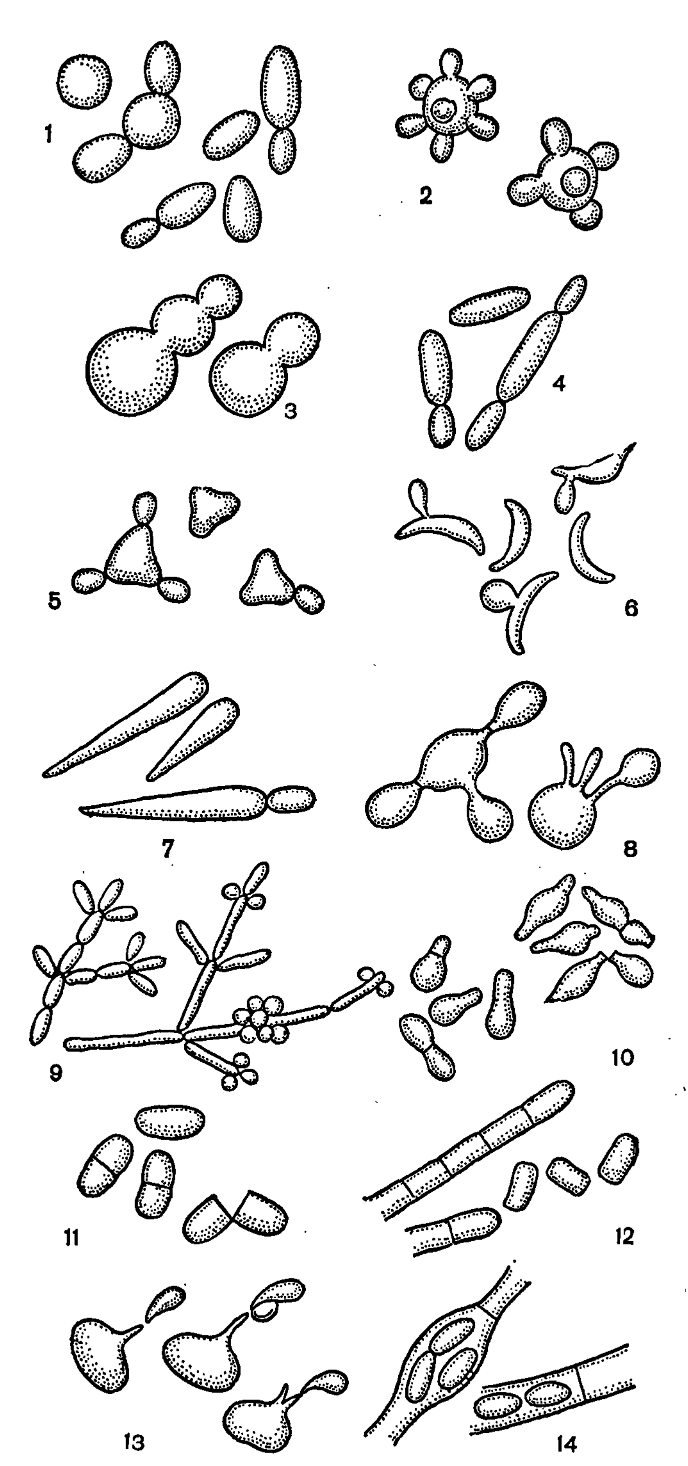


Рис. 55. Способы вегетативного размножения дрожжей. (Объяснение в тексте.)

грушевидную, веретеновидную или лимоновидную форму.

Деление распространено среди дрожжей значительно реже, чем почкование. Клетки после деления могут оставаться одиночными, как у *шизосахаромицетов* (Schizosaccharomyces, рис. 55,*11*), или образуют мицелий, который иногда распадается на артроспоры, как у *трихоспорона* (Trichosporon, рис. 55,*12*). В последнем случае клетки располагаются в виде характерного зигзага, напоминающего вагоны поезда, сошедшего с рельсов.

Необычный способ вегетативного размножения путем почкования на длинных выростах описан у дрожжей, которые выделены на этом основании в самостоятельный род *стеригматомицес* (Sterigmatomyces, рис. 55,*8*).

Образование с силой отстреливающихся клеток — баллистоспор, сидящих на концах заостренных стеригм, характерно для *спороболомицетов* (Sporobolomyces, рис. 55,*13*) и *буллеры* (Bullera). У некоторых дрожжей описаны вегетативные эндоспоры, которые возникают в отдельных клетках или в клетках мицелия в количестве от 2 до 10 и более (рис. 55,*14*).

Дрожжи могут существовать в гаплоидной и диплоидной фазах. Смена ядерных фаз рассматривается как чередование поколений у дрожжей. Оно связано с образованием половых спор, которое может происходить по аскомицетному или базидиомицетному типу.

К группе дрожжей, имеющих аскомицетный цикл развития, относят больше половины известных родов дрожжевых организмов.

У аскомицетных дрожжей в результате копуляции после плазмо- и кариогамии зигота непосредственно развивается в сумку, где диплоидное ядро после первого деления в мейозе претерпевает редукцию. Образующиеся аскоспоры всегда гаплоидны. Однако у некоторых дрожжей наблюдается своеобразное извращение в чередовании поколений: прорастающие споры или первые получившиеся из них гаплоидные клетки сливаются попарно и размножаются дальше почкованием уже в диплоидном состоянии. У таких дрожжей сумка со спорами образуется без непосредственно предшествующей копуляции.

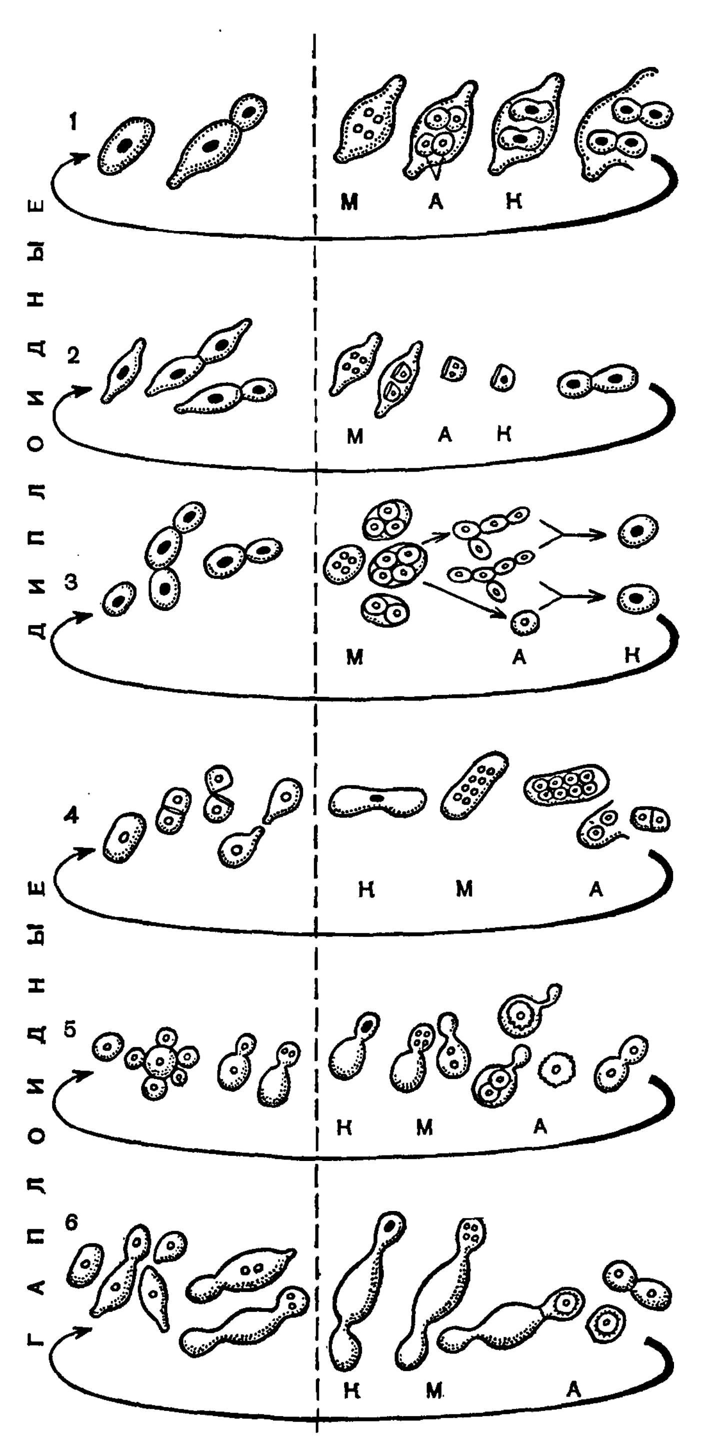


Рис. 56. Жизненные циклы и чередование ядерных фаз у гаплоидных и диплоидных дрожжей:

к — кариогамия; *м* — мейоз; *а* — аскоспоры. (Объяснение в тексте.)

В зависимости от продолжительности существования гапло- и диплофазы различают гаплоидные и диплоидные дрожжи. Жизненные циклы тех и других приведены на рисунке 56. В качестве примеров диплоидных дрожжей, которые длительно вегетативно размножаются, находясь в диплофазе, выбраны *сахаромикоды Людвига* (Saccharomycodes ludwigii), *гансениаспора апикулятная* (Hanseniaspora apiculata) и *пекарские дрожжи* (Saccharomyces cerevisiae).

Различия в их половом цикле проявляются в разных способах восстановления диплофазы после образования гаплоидных спор. Это могут быть копуляция прорастающих спор (S'codes ludwigii, рис. 56,*1*), диплоидизация ядра в одной споре (H'spora apiculata, рис. 56,*2*), копуляция образовавшихся из спор мелких гаплоидных клеток или одной клетки и споры (S. cerevisiae, рис. 56,*3*). Гаплоидные дрожжи в природе длительно существуют и вегетативно размножаются в гаплофазе. Диплоидизация перед образованием спор происходит по-разному: копуляция двух отдельных клеток (Schizosaccharomyces, рис. 56,*4*), слияние ядер материнской и дочерней клеток в так называемой мейозной почке (Debaryomyces, Schwanniomyces, рис. 56,*5*), кратковременное образование дикариона, миграция его в специальную почку, из которой после кариогамии и мейоза формируется сумка со спорой (Nadsonia, рис. 56,*6*).

Имеются и другие формы полового процесса, заканчивающиеся также образованием сумок со спорами. У дрожжей рода Metschnikowia сумки образуются из хламидоспор, в которые превращаются крупные диплоидные клетки после предшествующей копуляции мелких гаплоидных клеток противоположных типов спаривания (рис. 57). Сумки в виде крупных мешковидных выростов с многочисленными спорами образуются у почвенных липомицетов (Lipomyces).

У дрожжей известна раздельнополость (гетероталлизм). Именно это явление — причина того, что многие дрожжи известны только в несовершенной стадии и не обнаруживают полового процесса. Такие дрожжи рассматриваются в классе несовершенных грибов. Однако сейчас для некоторых видов подобраны типы спаривания и, таким образом, найдены их совершенные аналоги. В некоторых родах (Hansenula, Pichia) объединяются гомо- и гетероталличные виды.

Смеси клеток разных типов спаривания часто, хотя и не всегда спорулируют более активно, а при смешивании они могут агглютинировать (склеиваться), образуя плотный осадок на дне сосуда.

Половая агглютинация может иметь и практическое значение. На основе этого явления разработан метод быстрого и эффективного выделения дрожжей из жидкости в производстве пекарских дрожжей, кормовых дрожжей, в пивоварении, дистилляции и виноделии.

Эндогенные аскоспоры, образующиеся в результате полового процесса, различаются по форме и содержатся в разном количестве в сумках.

На электронных микрографиях, а иногда даже в световом микроскопе можно видеть на поверхности спор различные скульптурные

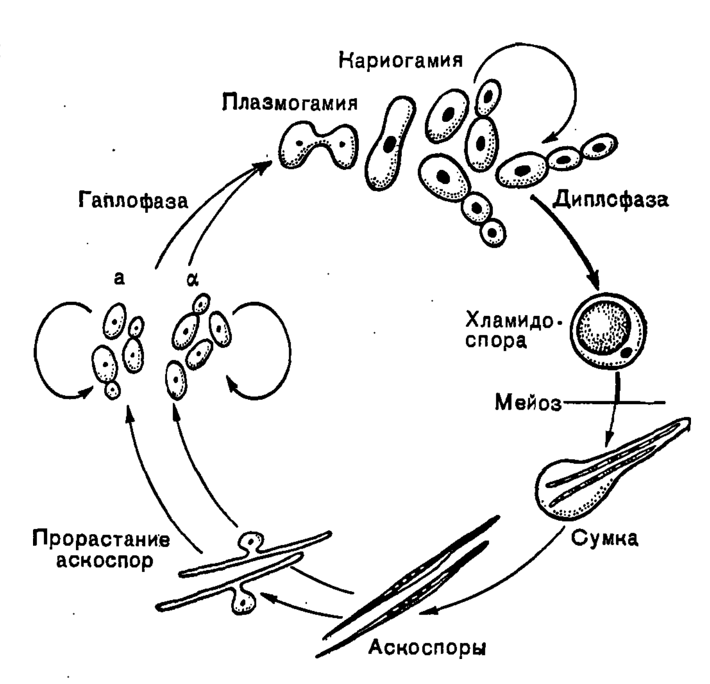


Рис. 57. Цикл развития гриба мечниковия прекраснейшая (Metschnikowia pulcherrima).

образования типа выростов, бородавок, ободков или складок (рис. 58).

Помимо дрожжей, у которых половой процесс приводит к образованию споровых вместилищ с эндогенными спорами, существует большая группа дрожжевых организмов с экзогенным образованием половых спор. Эти споры (споридии) формируются на проростках, называемых иногда промицелием. Такие проростки возникают из особых телиоспор (телейтоспор) после некоторого периода покоя. Жизненный цикл этих дрожжей имеет много общего с циклом развития головневых грибов (порядок Ustilaginales).

Мысль о родстве некоторых дрожжевых организмов с базидиальными грибами была высказана впервые в 1924 г. Клюйвером и ван Нилем при описании ими баллистоспоровых дрожжей. Эти дрожжи получили родовое название *спороболомицес* (Sporobolomyces) на том основании, что они образуют отстреливающиеся с силой баллистоспоры. В основе отстреливания спор лежит капельно-экскреторный механизм, как и у многих базидиомицетов.

Аналогичные баллистоспоры были найдены и у следующего, описанного в 1930 г. Дерксом, рода *дрожжей Буллера* (Bullera). Однако полового цикла ни у того, ни у другого рода долгое время не находили, а их предполагаемое родство с базидиомицетами основывали лишь на общности образования и отстреливания баллистоспор.

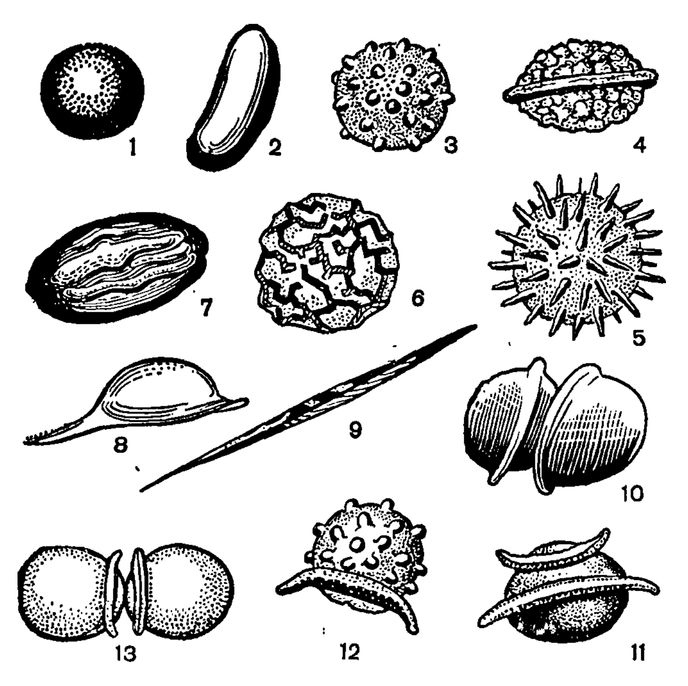


Рис. 58. Аскоспоры дрожжей:

1 — сахаромицеты; *2* — клюйверомицеты; *3* — дебариомицеты; *4* — шванниомицеты; *5* — надсония; *6—7* — липомицеты; *8* — викерхамия; *9* — мечниковия; *10* — пихия; *11* и *12* — эндомикопсис; *13* — сахаромикоды.

Прямое доказательство существования у дрожжей базидиомицетного жизненного цикла было продемонстрировано впервые в 1967 г. японским исследователем Банно на «красных» дрожжах *родоторула* (Rhodotorula). Сложный половой цикл у *родоторулы клейкой* (R. glutinis) включает конъюгацию клеток разных типов спаривания с объединением ядер в дикарионы, *прорастание* образующейся зиготы дикариофитным мицелием с пряжками, формирование телиоспоры, в которой происходит кариогамия, сопровождающаяся мейозом в процессе прорастания промицелием и образованием гаплоидных клеток-споридий (рис. 59). Дрожжи с новым половым циклом были выделены в самостоятельный род *родоспоридиум* (Rhodosporidium). Аналогичный половой процесс обнаружен в настоящее время у многих других дрожжей, в том числе и у некоторых видов несовершенных родов — *кандида* (Candida) и *спороболомицес* (Sporobolomyces).

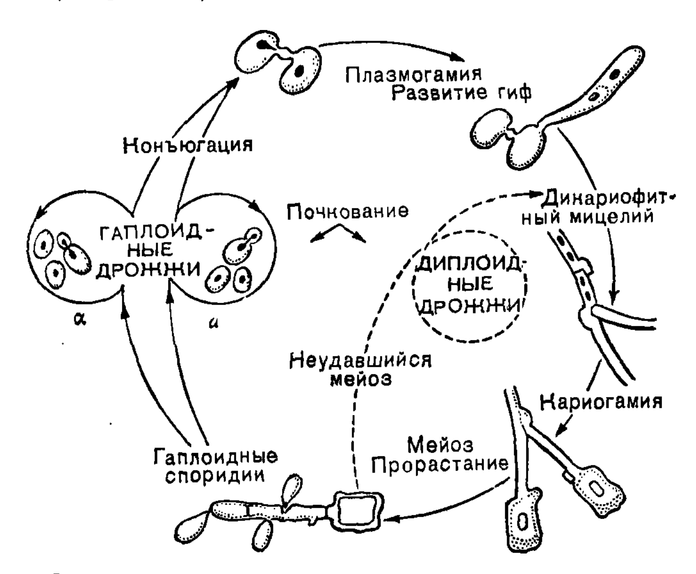


Рис. 59. Схема жизненного цикла красных дрожжей родоторула-родоспоридиум (Rhodotorula-Rhodosporidium).

Наиболее известный и характерный для дрожжей процесс обмена веществ — спиртовое брожение. Однако те же самые дрожжи, которые вызывают этот процесс (пекарские, пивные, винные), обладают также резко выраженным аэробным (дыхательным) обменом веществ. Оба процесса являются энергетическими, хотя последний более экономичен и дает значительно больший выход энергии. Дыхательный путь обмена веществ у дрожжей включает цикл трикарбоновых кислот, глиоксилатный и пентозный циклы. Каждый из них характеризуется накоплением в среде специфических продуктов обмена: разных органических кислот или многоатомных спиртов. Побочными продуктами могут быть необычные вещества класса липидов: гликолипиды, сфинголипиды. Многие организмы, включаемые в настоящее время в группу дрожжей, совсем не обладают способностью к брожению, а проводят только прямое окисление субстрата (например, Rhodotorula, Sporobolomyces, Cryptococcus, Lipomyces и др.).

В качестве источников углерода дрожжи используют лучше всего различные сахара, а также простые и многоатомные спирты, органические кислоты и многие другие соединения. Неизвестны дрожжи, которые не потребляли бы глюкозу. Некоторые виды используют углеводороды парафинового ряда, циклические углеводороды и сложные соединения ароматического строения (фенол, нафталин). В использовании дрожжами разных источников питания находят отражение условия их природных местообитаний. Разрушение дрожжами сложных природных и неприродных соединений типа пектина, крахмала, ароматических веществ имеет отношение к превращению органических соединений в природе. Эти процессы могут быть важными также в связи с проблемой очистки сточных вод от промышленных предприятий.

Ценными во многих отношениях особенностями дрожжей являются, с одной стороны, их потребность в витаминах и, с другой, способность к сверхсинтезу некоторых из них. Дрожжи крайне различаются своими потребностями

в витаминах. Факторами роста для дрожжей служат витамины группы В. Те штаммы, которые характеризуются абсолютной потребностью в одном или двух витаминах, могут быть использованы в качестве индикаторов на присутствие этих витаминов в субстрате и для количественного их определения. Такие методы для шести витаминов группы В — биотина, тиамина, инозита, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот — с использованием дрожжевых тест-объектов разработаны в нашей стране Е. Н. Одинцовой.

Дрожжи-сверхсинтетики используются для промышленного получения некоторых витаминов. С помощью специальных рас дрожжей производят также обогащение витаминами и микроэлементами некоторых продуктов питания (например, молочнокислые продукты, дрожжевые галеты).

Необычными потребностями для роста характеризуются дрожжи, обитающие в специфических природных очагах. Сюда относятся, например, постоянные обитатели кишечника теплокровных животных. Некоторые из них обладают очень высокими потребностями в витаминах и аминокислотах (Saccharomycopsis guttulata из кишечника кролика), все они могут расти только при повышенных температурах, в диапазоне 27—45° С (например, Candida slooffii из кишечника свиней).

Дрожжи, выделяемые из арктических и антарктических вод и из почв полярных районов, проявляют, наоборот, свойство психрофилии: они не растут при температуре выше 20° С. Облигатно-психрофильными видами являются, например, дрожжи рода *лейкоспоридиум* (Leucosporidium).

К осмофильным дрожжам, которые лучше растут при высоких концентрациях сахара в среде, относятся, например, *сахаромицес меллис* (Saccharomyces mellis) и *сахаромицес Роукса* (S. rouxii). Их находят в меде и других средах с большим содержанием сахара.

Среди дрожжей нет галофильных (солелюбивых) видов, а есть лишь галотолерантные, т. е. устойчивые к большой концентрации солей, но не требующие высокого содержания соли в среде.

Среди *дрожжей де Бари* (Debaryomyces), выделяющихся часто из морской воды, из рассолов, из солонины, есть виды, которые хотя и медленно, но могут расти в почти насыщенных растворах поваренной соли.

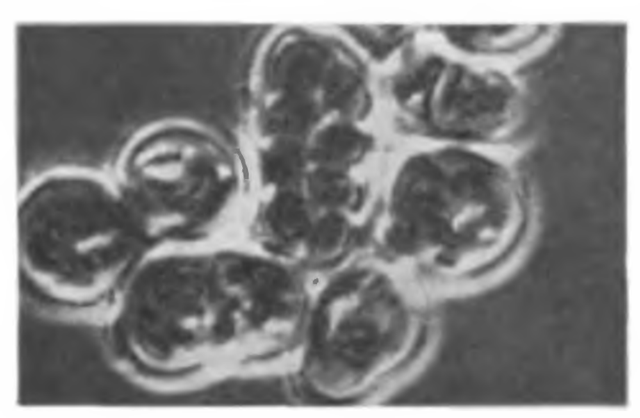
Среди дрожжей нет видов, образующих токсические для человека вещества. При порче пищевых продуктов, вызываемой дрожжами, меняется вкус и внешний вид, но не происходит накопления вреднодействующих веществ, как это бывает у ядовитых грибов и бактерий.

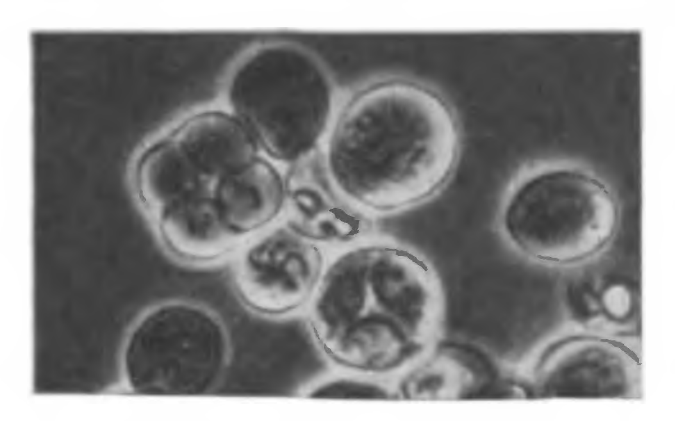
Но есть виды дрожжей, патогенные для растений и человека, причиняющие существенный вред. Патогенность дрожжей по отношению к растениям проявляется значительно слабее, чем у бактерий и некоторых фитопатогенных грибов. Дрожжи с игловидными спорами Nematospora coryli поражают главным образом южные растения: хлопчатник, некоторые виды южной фасоли, цитрусовые. Переносчиками этих дрожжей, вероятно, служат насекомые. Есть сведения о клопах как носителях и переносчиках возбудителей заболевания хлопчатника — болезни сердцевины семенной коробочки. Cryptococcus neoformans — опасный возбудитель болезни мозга человека и животных, которая зачастую кончается фатально. По имени возбудителя болезнь называется криптококкозом. В природе эти дрожжи часто обнаруживаются в помете голубей, которые, возможно, являются переносчиками возбудителя.

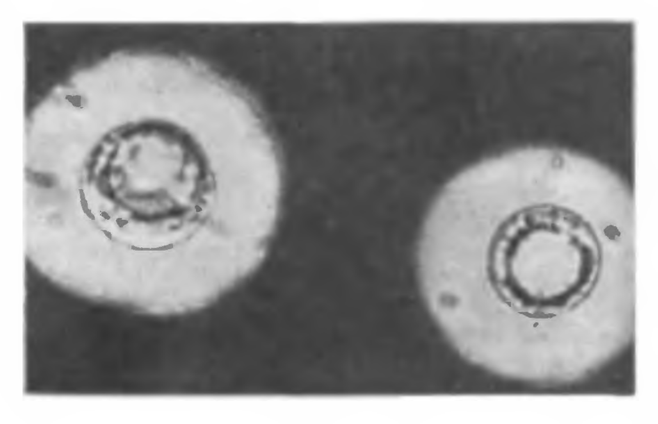
Другой патогенный для человека вид дрожжей — Candida albicans — поражает наружные покровы и внутренние органы, вызывая глубокие системные микозы — кандидозы, болезни слизистых и сепсис. Благоприятными условиями для проявления болезни является общее истощение организма или же искусственные дисбактериозы под действием неправильного применения антибиотических препаратов.

Говоря о разных взаимоотношениях дрожжей с высшими и низшими организмами, о роли дрожжей в жизни других существ, следует упомянуть об их пищевом значении для некоторых простейших и насекомых. В кишечнике плодовой мушки дрозофилы постоянно находятся дрожжи, главным образом те виды, которые обитают на поверхности плодов и ягод. Откладывая яйца в мякоть плодов, мушка одновременно вводит туда и дрожжи. Находясь в благоприятной среде, дрожжи активно размножаются и образуют значительную биомассу, которой питаются вылупляющиеся из яиц личинки. Взрослые мушки, перелетая с одного субстрата на другой, переносят и распространяют дрожжи.

Особая группа дрожжевых организмов, главным образом из родов *пихия* (Pichia) и *гансенула* (Hansenula), ассоциирована с насекомыми-ксилофагами, например с жуками-короедами, поражающими хвойные деревья. Некоторые из этих насекомых гибнут в стерильных условиях, лишенные дрожжей-симбионтов. Дрожжи из этих местообитаний используют в качестве питательных веществ целлобиозу и ксилозу — продукты расщепления гемицеллюлоз древесины. Они устойчивы к растительным дубильным веществам и способны развиваться на средах с некоторыми танинами в качестве источника углерода.







Дрожжи служат хорошей пищей для амеб. Почвенные амебы прекрасно размножаются на дрожжевом корме, поедая живые и мертвые клетки разных видов дрожжей.

Как уже было сказано выше, дрожжи объединяются в отдельную группу на основании весьма поверхностного сходства и главным образом на основании морфологических признаков. Исследование тонких механизмов их половой репродукции, биохимических процессов, лежащих в основе обмена веществ и химии отдельных структур, приводит к выводу о большой разнородности этой группы организмов и, следовательно, разных путях происхождения и эволюции отдельных семейств и родов дрожжей.

Порядок эндомицетов объединяет два семейства аскоспоровых дрожжей. В семействе *спермофторовых* (Spermophthoraceae) все дрожжи имеют игловидные споры, а семейство *сахаромицетных* (Saccharomycetaceae) объединяет все остальные дрожжи с разной (но не игловидной) формой спор. В это семейство входят те роды, которые имеют наибольшее хозяйственное значение и изучение которых положило начало развитию наших знаний о дрожжевых организмах.

Род *дробянки*, или *шизосахаромицеты* (Schizosaccharomyces), объединяет дрожжи, вегетативно размножающиеся только делением. Это гаплоидные дрожжи, клетки которых копулируют перед образованием сумок. В сумке обычно 4 или 8 спор. Споры круглые, овальные или бобовидные, гладкие или с бородавчатой поверхностью. У большинства дробянок споры дают положительную иодную реакцию, что свидетельствует о наличии в их оболочках крахмалоподобных соединений.

Наиболее изученные виды — *шизосахаромицет помбе* (Sch. pombe) и *шизосахаромицет восьмиспоровый* (Sch. octosporus) (рис. 60). Морфологически эти виды различаются размерами клеток (у второго вида они более крупные — до 18 *мкм* в длину и 8 *мкм* в ширину) и числом спор в сумках: 4 у первого и 8 — у второго.

Шизосахаромицеты — энергичные возбудители спиртового брожения. Шизосахаромицет помбе, получивший свое видовое имя по названию африканского пива «помбе», используют во многих тропических странах для приготовления особых сортов пива и крепких алкогольных напитков (рома, аррака). Распространение этих дрожжей в странах жаркого климата объясняется тем, что эти грибы хорошо растут

Рис. 60. Микрофотографии дрожжей (сверху вниз):

Schizosaccharomyces pombe (вегетативные клетки и сумка с четырьмя спорами); Schizosaccharomyces octosporus (делящиеся клетки и сумка с восемью спорами); Saccharomyces cerevisiae (вегетативные клетки и сумка со спорами); Lipomyces starkeyi (капсулы).

только при повышенных температурах (30—42° С). Из природных субстратов вне хозяйства человека эти дрожжи почти не выделяются. Можно думать поэтому, что шизосахаромицет помбе — «культурные» дрожжи, выведенные человеком в жарких странах в процессе изготовления спиртных напитков аналогично производственным расам сахаромицетов, которые созданы в странах умеренного климата.

Род *сахарные грибы*, или *сахаромицеты* (Saccharomyces), объединяет как природные виды, так и «культурные» (производственные), существование которых тесно связано со всей историей бродильной промышленности. Наиболее общим признаком всех дрожжей этого рода является их способность к активному сбраживанию сахаров с образованием наибольшего, по сравнению с другими дрожжами, количества спирта (от 10 до 19% по объему). Сюда входят пивные, винные и пекарские дрожжи.

Морфологически все виды этого рода довольно сходны: они имеют сферические и овальные клетки, размножающиеся вегетативно почкованием. Все они образуют овальные и шаровидные аскоспоры в сумках, возникающих либо после непосредственно предшествующей копуляции гаплоидных клеток, либо из диплоидных клеток без предварительной копуляции. Число спор в сумках обычно не больше четырех (рис. 60).

В литературе было описано более 200 видов сахаромицетов, однако сейчас различают не более 20 из них. Наибольшее значение для человека имеет S. cerevisiae. Этот вид известен в сотнях рас «культурных» дрожжей.

Производственные дрожжи разделяют на верховые (винные, хлебопекарные, спиртовые расы) и низовые (пивные).

Вина с помощью дрожжей получают из виноградных и плодово-ягодных соков. Вина бывают сухие, сладкие и крепленые. В первых сахар сброжен полностью, во вторых — не до конца, а в третьи добавляют спирт. При производстве игристых вин (шампанское) брожение завершают в герметически закрытых бутылках, где идет накопление углекислоты. Получение разных вин зависит от технологии процесса, исходного сырья и свойств применяемых рас дрожжей.

Винодельческие расы получают свои названия в зависимости от страны и местности, из которых они произошли, а также от сорта винограда и местоположения виноградника. На основе практически важных свойств дрожжей

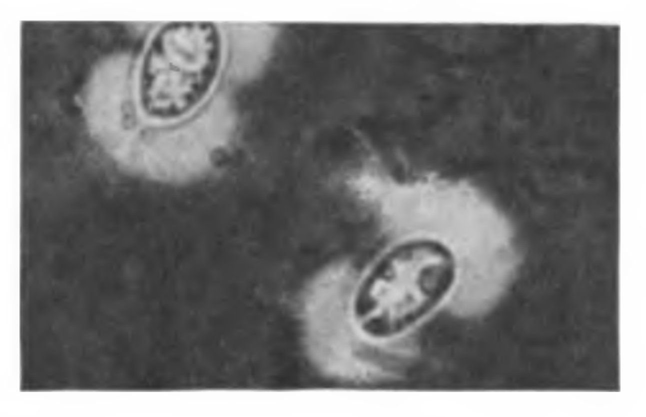


Рис. 61. Микрофотографии дрожжей (сверху вниз):

Sporobolomyces roseus (клетки со стеригмами и баллистоспорами); то же; Lipomyces starkeyi (сумка со спорами); Cryptococcus diffluens (капсулы).

расы делят на группы. Например, известны высоковыбраживающие расы, дающие до 18 и 20,5% спирта; холодостойкие или, наоборот, термотолерантные расы; спиртоустойчивые расы для шампанских вин; так называемые хересные дрожжи, образующие на поверхности вина пленку и создающие характерный для хереса вкус и букет. Последние иногда рассматривают не как расу S. cerevisiae, а как отдельный вид (хересный вариант) S. oviformis var. cheresiensis (В. И. Кудрявцев 1954).

Сырьем для получения спирта биологическим способом, кроме пищевых продуктов (картофель, зерновые), служат кормовые растения, патока, отходы деревообрабатывающей и целлюлозной промышленности (сульфитные щелока). Так как спиртовые дрожжи не используют сложные сахара (полисахариды), содержащиеся в этих продуктах, то их подвергают предварительному осахариванию (гидролизу) солодом или кислотами. Солод — это проросший ячмень, содержащий ферменты амилазы, которые расщепляют крахмал. Дрожжи затем сбраживают образующиеся моносахара в спирт. В производстве этилового спирта получаются также другие ценные побочные продукты, например фурфурол, метиловый спирт, углекислота. Спиртовое брожение можно направить и в сторону накопления глицерина.

Пиво получают из зерен злаков, главным образом ячменя, и добавляют на определенной стадии женские соцветия (шишки) хмеля. Полученное охмеленное сусло сбраживают дрожжами. Конечный продукт брожения (пиво) содержит до 6% спирта, сахар, экстрактивные вещества, белки, органические кислоты, горькие вещества хмеля, дубильные вещества и углекислоту. Дрожжи, применяемые в пивоварении, относят к видам S. carlsbergensis и S. uvarum. Первый из них иногда рассматривают как расу или разновидность пекарских дрожжей.

Дрожжи, которые используют в разных бродильных производствах, накапливаются в качестве отходов и могут быть применены в качестве добавочного ценного кормового продукта в пищевые рационы животных. Эти дрожжи содержат белки, углеводы, жиры и минеральные соли.

Дрожжевая биомасса хорошо усваивается также организмом человека. Поэтому дрожжи специально получают и для лечебных целей. Их применяют в жидком виде и в таблетках. 500 *г* сухих дрожжей заменяет по белку 1 *кг* свежего мяса, 33 штуки куриных яиц или 4,1 *л* коровьего молока. В качестве витаминных препаратов достаточна суточная доза в 25 *г* сухих или 100 *г* прессованных дрожжей. Перед употреблением их следует убить прогреванием (растереть с водой и залить кипятком) и добавлять в различные блюда.

Пекарские дрожжи (S.cerevisiae) применяют в хлебопекарной и кондитерской промышленности. Для этих целей специально производят прессованные дрожжи, введенные в практику хлебопечения в конце XIX в. Дрожжи размножают в условиях высокой аэрации. Чисто спиртовое брожение под действием дрожжей происходит в пшеничном тесте. Образующаяся при брожении углекислота вызывает подъем теста. В ржаном тесте идет смешанное брожение: сначала молочнокислое (бактериальное), а затем спиртовое (дрожжевое). Из-за образующейся в первом этапе молочной кислоты ржаной хлеб имеет кисловатый вкус.

Среди сахаромицетов есть и природные виды, распространенные главным образом в субстратах, содержащих сахар: на поверхности плодов, ягод и фруктов, в нектаре цветов, в сокотечениях деревьев. Некоторые виды ассоциированы с насекомыми и встречаются в местах их обитания. Так называемые осмофильные дрожжи, известные как S.rouxii, обитают в пчелином меде. Эти дрожжи лучше используют фруктозу (сахар меда), чем глюкозу. Раньше гаплоидные осмофильные дрожжи выделяли в особый род *зигосахаромицетов* (Zygosaccharomyces). Осмофильные дрожжи часто являются причиной порчи меда, варений, джемов, а также скисания вин.

К роду сахаромицетов близки как активные возбудители брожения дрожжи рода *клюйверомицетов* (Kluyveromyces), названные по имени голландского микробиолога Клюйвера. В этот род перенесены некоторые виды, которые раньше рассматривались как сахаромицеты или зигосахаромицеты. Это дрожжи с бобовидными спорами (K.marxianus, K.fragilis), сбраживающие молочный сахар — лактозу. Они постоянно выделяются из молока и молочнокислых продуктов, в образовании которых им принадлежит существенная роль. Некоторые виды этого рода (K.polysporus, K.africanus) образуют многоспоровые сумки, и выделяют их из почв в Южной Африке.

Дрожжи близких между собой родов *пихия* (Pichia) и *гансенула* (Hansenula) дифференцируются в настоящее время главным образом на основании их отношения к нитратам, а именно по способности восстанавливать нитраты в процессе ассимиляции. Первый род относится к нитратотрицательным, а второй — к нитратположительным дрожжам. Провести четкую границу между видами той и другой групп не всегда легко. Среди этих родов есть как гаплоидные, так и диплоидные виды, гомо- и гетероталличные. Споры у тех и других чаще всего шляпообразные вследствие сдвинутого к полюсу

ободка. Есть также сатурновидные и просто круглые с шероховатой поверхностью споры. У большинства видов споры легко освобождаются из сумок после созревания. Гаплоидные штаммы, образующие псевдомицелий, могут быть приняты за представителей рода *кандида* (Candida), внутри которого описаны аспорогенные аналоги пихия и гансенула. Физиологически виды описываемых родов относятся к группе слабо бродящих дрожжей, а некоторые (особенно среди пихий) совсем не вызывают брожения. На поверхности жидких питательных сред или вина эти дрожжи образуют пленки, поэтому в виноделии их относят к группе облигатных пленочных дрожжей.

Особенно заражаются пленочными дрожжами вина с низким содержанием спирта, находящиеся в условиях хорошей аэрации. Дрожжи окисляют спирт и остаточные сахара вина, а в среде накапливаются органические кислоты, альдегиды и эфиры. Таким образом, пленочные дрожжи родов пихия и гансенула являются представителями вредной микрофлоры брожения. Меры предохранения и борьбы с ними предусматривают специальные режимы подготовки и сбраживания перерабатываемого сырья. Решающее значение имеет ведение процесса брожения на чистых расах сильных (активно бродящих) культурных дрожжей.

Некоторые пихии и гансенулы — это свободноживущие дрожжи, другие ассоциированы с насекомыми, особенно с жуками-короедами хвойных деревьев. Такие виды, как *сатурновая*, *ароматная* и *калифорнийская гансенулы* (H. saturnus, H. suaveolens и H. californica), часто выделяются из почв, особенно из луговых и болотных. Служит ли для них почва постоянным природным местообитанием, где они размножаются, или же эти дрожжи заносятся в почву из других очагов, еще не совсем ясно.

Род *дебариомицеты* (Debaryomyces), названный по имени знаменитого ботаника А. де Бари, объединяет дрожжи с характерным половым процессом: перед образованием сумки происходит копуляция материнской клетки с клеткопочкой. Таким образом, дрожжи эти в природе гаплоидны. Споры, чаще всего по одной в сумке, имеют бородавчатую или с правильными выростами поверхность (рис. 58). Клетки дебариомицетов чаще круглые, реже яйцевидные и овальные. Виды со сферическими клетками размножаются вегетативно множественным почкованием (рис. 55). Среди дебариомицетов есть дрожжи небродящие, слабо сбраживающие сахара, и только дрожжи двух или трех видов активно сбраживают разные углеводы.

Дебариомицеты отличаются от других дрожжей тем, что многие из них хорошо развиваются на белковых средах и при повышенных концентрациях солей в среде. *Дебариомицет Гансена* (D. hansenii) часто выделяется из морской воды. Дебариомицеты постоянно обнаруживают на поверхности копченых колбас, сыров, сосисок. Это — сухой белый налет или тонкая белая пленочка на поверхности рассолов при засоле капусты, огурцов. Дебариомицеты часто выявляются при микозных заболеваниях кожи человека и животных, хотя их патогенность остается недоказанной. Недавно было установлено, что два вида — *дебариомицет Кантарелли* (D. cantarellii) и *дебариомицет муравьиный* (D. formicarius) — связаны с рыжими лесными муравьями группы формика руфа (Formica rufa L.), в гнездах которых они развиваются в количестве, превышающем иногда 10 млн. клеток на 1 *г* субстрата.

Близки к дебариомицетам по циклу развития *шванниомицеты* (Schwanniomyces, по имени Т. Шванна). Все описанные 4 вида этого рода пока выделены только из почв. Споры их имеют характерную для этого рода форму грецкого ореха (рис. 58).

Особняком среди почкующихся аскоспоровых дрожжей стоят жировые дрожжи — *липомицеты* (Lipomyces). Как и шванниомицеты, липомицеты распространены только в почвах. Эти дрожжи можно считать типичными представителями почвенной дрожжевой флоры. Клетки этих дрожжей крупные (до 9—10 *мкм* в диаметре), чаще сферические, реже слегка овальные. Размножаются липомицеты многосторонним почкованием, причем почки иногда закладываются на широком основании. Клетки их содержат много жира (отсюда название рода) и окружены слизистой полисахаридной капсулой (рис. 60). По типу образования спор все липомицеты разбиваются на две группы, четырехспоровые и многоспоровые. Споры тех и других различаются по структуре поверхности: ребристая у четырехспоровых и складчатая или гладкая у многоспоровых (см. рис. 58). Способ образования сумок не совсем ясен, однако показано, что это дрожжи гомоталличные.

Все виды липомицетов не вызывают брожения и относятся к олигонитрофилам, т. е. группе микроорганизмов (чаще всего почвенных обитателей), которые нормально развиваются при следовых количествах азота в среде. В качестве источников углерода они способны окислять многие сахара, в том числе и пентозы, а также многоатомные спирты.

На территории Советского Союза липомицеты были найдены в почвах, начиная от подзолов в зоне северной тайги и кончая каштановыми почвами зоны сухих степей. Они выделялись также из некоторых почв Крыма, Кавказа и Тянь-Шаня.

Аскоспоровые дрожжи с почкующимся делением, выделяемые иногда в семейство *сахаромикодовых* (Saccharomycodaceae), распределяются в 4 рода: *надсония* (Nadsonia), *сахаромикоды* (Saccharomycodes), *гансениаспора* (Hanseniaspora) и *викерхамия* (Wickerhamia). Эти дрожжи имеют лимоновидные клетки: мелкие у гансениаспоры и очень крупные у всех остальных (например, у сахаромикодов до 34 *мкм* в длину). Дрожжи этих родов различаются по форме спор, способу диплоидизации и образования сумок, по природным местообитаниям. У *сахаромикодов Людвига* (S. ludwigii) споры круглые, с узким гребешком. В сумке обычно 4 споры, расположены они тесно, попарно, гребешками друг к другу. При прорастании эти споры парами конъюгируют, будучи еще в сумке, и дают диплоидные клетки. Наиболее часто эти дрожжи обнаруживаются в слизетечении дуба, а также на поверхности плодов и в забродивших плодово-ягодных соках. В виноделии этот вид относят к сорнякам брожения.

Находят сахаромикоды Людвига и в так называемом «чайном квасе», где они обитают в симбиозе с уксуснокислыми бактериями.

Этот слабокислый напиток широко распространен в Индонезии. Для его приготовления используют настой чая с добавлением 10% сахара. На поверхности жидкости «чайный гриб» образует мощную слизистую пленку. Дрожжи, сбраживая сахар, способствуют образованию небольшого количества спирта и углекислого газа.

Серьезными вредителями в промышленном виноделии являются дрожжи *гансениаспора* (Hanseniaspora), известные в специальной литературе под названием апикулятусов. Они широко распространены на ягодах винограда, на мягких фруктах. Дрожжи гансениаспоры вызывают энергичное брожение, а образуемые при этом продукты задерживают развитие винных дрожжей. Накапливающиеся летучие кислоты и эфиры придают вину нежелательные вкус и запах. Основной метод борьбы с апикулятусами — сульфитирование плодово-ягодных соков. Для гансениаспоры известны аспорогенные аналоги, которые описывают как виды рода *клёкера* (Kloeckera). Они чаще встречаются в районах северного виноделия.

Дрожжи Надсона (Nadsonia) — N. fulvescens и N. elongata — имеют желто-коричневые споры с хорошо заметными даже в светооптическом микроскопе выростами (рис. 58). Спорулирующие культуры обычно темно-коричневого цвета. Эти дрожжи — слабые бродильщики. В природе они постоянно встречаются в весенних эксудатах деревьев в зоне умеренного климата. Последнее объясняется низким температурным оптимумом этих дрожжей: выше +25° С они не растут. Дрожжи Надсона впервые были выделены и описаны Г. А. Надсоном (совместно с А. Г. Конокотиной) в 1911 г.

Последний род из этой группы — *викерхамия* (Wickerhamia) — представлен единственным видом — *викерхамия флюоресцирующая* (W. fluorescens), видовой эпитет которому дан по выделяемому флюоресцирующему пигменту — рибофлавину. Эти дрожжи образуют характерные кепковидные с козырьком споры (рис. 58), чаще по одной в сумке. Найдены они пока только в помете дикой белки в Японии.

Из семейства *спермофторовых* (Spermophthoraceae), образующих игловидные споры, наиболее изучен род *дрожжей Мечникова* (Metschnikowia). Он объединяет несколько видов, которые четко делятся на две группы по их местообитанию — водные и наземные. Впервые представители этого рода были обнаружены И. И. Мечниковым (1884) в теле дафний из бассейна Парижского ботанического сада.

Дафнии заглатывают с водой дрожжевые сумки со спорами. Под действием желудочного сока оболочки сумок растворяются, а игловидные споры прокалывают стенку кишечника и выходят в полость тела, где прорастают и размножаются почкованием. При этом иногда животное гибнет, дрожжи переходят в состояние спор и вновь попадают в окружающую среду, откуда идет заражение новых экземпляров дафний. Более 80 лет об этих дрожжах дополнительно ничего не было известно. И только в 60-х годах, когда развернулись широкие микробиологические исследования океана, были найдены в теле разных беспозвоночных аналогичные дрожжи, описанные как новые виды: M. krissii и M. zobellii, названные в честь советского микробиолога и исследователя океанов А. Е. Крисса, а также американского водного микробиолога К. Зобелла.

В настоящее время в этом роде описаны еще два вида дрожжей, местообитаниями которых служат наземные субстраты, в первую очередь растения. Это *мечниковия прекраснейшая* и *мечниковия Реукауфа* (M. pulcherrima и M. reukaufii), известные ранее как *нектарные дрожжи* (Nectaromyces) или как *аспорогенные дрожжи кандида* (Candida pulcherrima).

Дрожжи этих видов обнаруживают в нектаре цветов (чаще M. reukaufii) или на поверхности листьев, плодов и фруктов (M. pulcherrima). Возможно, переносчиками их являются насекомые-опылители. Хотя жизненный цикл этих дрожжей в природе еще полностью не изучен, но по аналогии с водными обитателями можно предположить, что часть этого цикла (возможно, связанная с образованием спор) проходит в теле насекомых-переносчиков. Развитие этих дрожжей в чистых культурах в лабораторных

условиях показано на рисунке 57. M. pulcherrima легко отличается от других дрожжей тем, что образует внеклеточный пигмент пульхерримин, окрашивающий среду (в присутствии железа) в кирпично-красный цвет.

Баллистоспоровые дрожжи рода *спороболомицеты* (Sporobolomyces) размножаются бесполым путем почкованием и отстреливающимися баллистоспорами почковидной формы (рис. 61). Колонии этих дрожжей имеют от бледно-розовой до ярко-красной окраски за счет синтезируемых каротиноидных пигментов (табл. 14). При посеве штрихом в чашку Петри дрожжи образуют на крышке зеркальное отражение этого штриха благодаря отстреливанию баллистоспор (рис. 60). В природе эти дрожжи обитают в составе эпифитной микрофлоры и особенно распространены на листовой поверхности культурных и диких злаков. С листьев дрожжи переходят на семена, где и перезимовывают, вновь заражая растения весной при прорастании семян. Их вредное действие на растения не доказано, они являются типичными сапрофитами, хотя численность их значительно увеличивается на слабых (увядающих или пораженных болезнью) растениях.

Несовершенные дрожжевые организмы, размножающиеся только вегетативным путем и не образующие баллистоспор, составляют разнородную группу, члены которой не имеют между собой близкого родства, а многие представители являются просто аспорогенными двойниками споровых дрожжей (все Kloeckera, многие из Torulopsis, Candida, Brettanomyces). В этой группе имеются роды дрожжей, которые размножаются почкованием (например, Torulopsis), почкующимся делением (Kloeckera, Schizoblastosporion), делением (Trichosporon) и образованием новых клеток на отростках, напоминающих иногда стеригмы (Sterigmatomyces, Sympodiomyces).

Широко распространены в природе красные дрожжи рода *родоторула* (Rhodotorula). Их находят на поверхности листьев растений, в слизетечениях деревьев, воздухе, почве, в пресных и морских водоемах. Наиболее характерным их природным местообитанием является, по-видимому, листовая поверхность многих растений, где численность этих дрожжей в летний период достигает многих сотен тысяч клеток на 1 *г* субстрата. Выше указано, что для одного из видов — *родоторула клейкая* (Rh. glutinis) — в настоящее время описан совершенный цикл, который имеет много общего с жизненным циклом головневых грибов (см. рис. 59).

Имеются единичные указания на случаи заболевания растений под действием этих дрожжей. Однако чаще всего красные дрожжи ведут сапрофитный образ жизни, развиваясь как безвредные эпифиты на поверхности листьев.

Дрожжи-криптококки (Cryptococcus), подобно красным дрожжам, можно обнаружить в самых разнообразных местах, как в природе, так и в хозяйстве человека. Отдельные виды, однако, имеют более определенные местообитания и ограниченные ареалы распространения. Больше всего работ посвящено патогенному виду Cr. neoformans. Клетки этих дрожжей круглые, многосторонне почкующиеся, мицелия и псевдомицелия не образуют. С поверхности они одеты слизистой капсулой (рис. 61). В состав внеклеточных полисахаридов криптококков входит крахмал. Колонии имеют слизистую консистенцию и часто стекают по штриху на дно пробирки.

Вид Cr. laurentii, слабо образующий каротиноидные пигменты, от которых колонии в старых культурах приобретают розоватый или желтоватый оттенок (табл. 14), чаще всего обнаруживается среди эпифитных микроорганизмов на разных растениях, как древесных, так и травянистых. Такие виды *криптококков*, как *белый* (Cr. albidus), *почвенный* (Cr. terreus) и *террико́люс* (Cr. terricolus), постоянно обитают в почвах. Последний вид рассматривается как перспективный продуцент липидов.

Роды *торулопсис* (Torulopsis) и *кандида* (Candida) различаются между собой тем, что дрожжи кандида способны формировать мицелий и псевдомицелий. Дрожжи обоих родов имеют очень широкие границы и включают разнообразные виды, которые из-за отсутствия специфических характеристик не могут быть помещены в другой род аспорогенных дрожжей.

Торулопсис — бесцветные почкующиеся дрожжи, обладающие слабой (большинство видов) или активной бродильной способностью. Некоторые образуют капсулы, но во внеклеточных полисахаридах, в отличие от криптококков, нет крахмалоподобных веществ. Многие описанные виды являются гаплоидными штаммами аскоспоровых сахаромицетов, дебариомицетов и клюйверомицетов. Выделяются эти дрожжи из природных источников и из очагов, связанных с деятельностью человека. Специфические субстраты и местообитания отдельных видов исследованы мало.

Все дрожжи рода кандида, помимо почкования, образуют псевдомицелий, а иногда и истинный мицелий, но не артроспоры в отличие от *трихоспорона* (Trichosporon). Псевдомицелий варьирует от примитивного до хорошо развитого, с бластоспорами. Такие дрожжи рода кандида, как C. albicans и C. stellatoidea, образуют характерные хламидоспоры, прорастающие вегетативными клетками. Основываясь на этом признаке, некоторые исследователи (в а н д е р

Вальт, фон Аркс) сближают эти виды с базидиомицетами. Другие виды кандида, наоборот, известны как аспорогенные варианты аскомицетных дрожжей родов пихия, гансенула, эндомикопсис и клюйверомицес. Большая группа психрофильных кандид (C. scottii, C. nivalis, C. gelida, C. frigida) перенесена во вновь описанный род дрожжей — *лейкоспоридиум* (Leucosporidium) — с базидиомицетным жизненным циклом. При описании рода мечниковия упоминалось о том, что два вида, включенные в него, ранее были известны как виды рода кандида. Таким образом, ясно, что кандида — это один из самых неопределенных и гетерогенных в систематическом отношении родов дрожжей.

Особое внимание в последние годы кандида привлекли к себе тем, что дрожжи некоторых видов (C. guilliermondii, C. tropicalis, C. lipolytica) хорошо растут на углеводородах, синтезируя при этом много белка, липидов и других ценных веществ.

Кормовые дрожжи (C. utilis) тоже относятся к этому роду. Их белки содержат все необходимые животным аминокислоты. Получают кормовые дрожжи из разного сырья: мелассы, кислотных гидролизатов древесины, сульфитных щелоков и отходов сельскохозяйственного производства. C. utilis — неприхотливые дрожжи: они используют, кроме гексоз, также пентозные сахара и не нуждаются в добавках витаминов для роста.

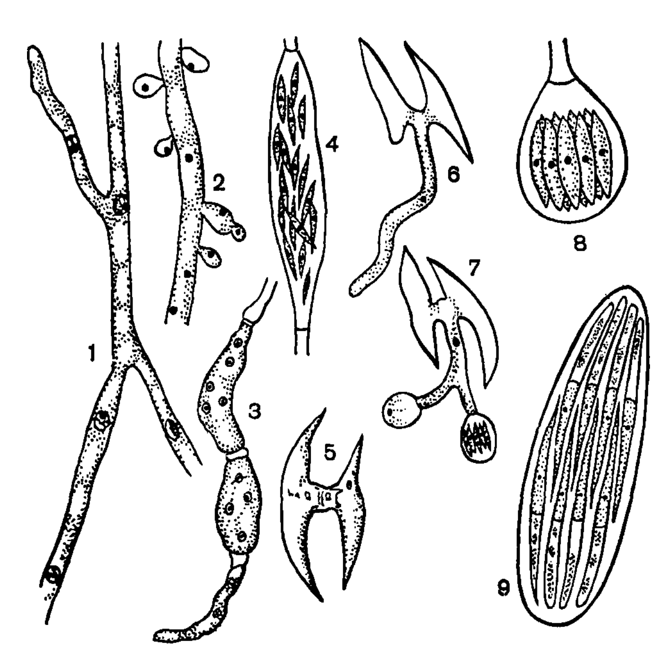


Рис. 62. Спермофторовые.

Спермофтора хлопчатника (Spermophthora gossypii) (*1—8*): *1* — гаплоидный мицелий; *2* — бластоспоры на гаплоидном мицелии; *3—4* — развитие спорангиев; *5* — слияние спор; *6—7* — прорастание зиготы; *8* — сумка. Нематоспора фасолевая (Nematospora phaseoli): *9* — сумка.

СЕМЕЙСТВО СПЕРМОФТОРОВЫЕ (SPERMOPHTHORACEAE)

Семейство спермофторовых объединяет роды, образующие настоящий мицелий (Nematospora, Eremothecium и Spermophthora), и роды с почкующимися клетками (Metschnikowia, см. стр. 104). Для этого семейства характерны удлиненные, веретеновидные, часто заостренные аскоспоры, образующиеся в сумках от 1 до 32. Грибы этой группы — паразиты растений, развивающиеся преимущественно на плодах, возбудители так называемых стигматомикозов. Инфекция распространяется насекомыми, и грибы проникают в растения через сделанные ими проколы.

Большинство видов этой группы обитает в районах с теплым климатом, часто в субтропиках. Некоторые из них имеют практическое значение как возбудители болезней культурных растений (например, нематоспора лещиновая — возбудитель гнили фисташки). Эремотециум Эшби — сверхсинтетик витамина B_2 (рибофлавина) — используется для его промышленного получения.

У *хлопчатниковой спермофторы* (Spermophthora gossypii) — паразита в коробочках хлопчатника — в цикле развития чередуются гаплоидное и диплоидное поколения, различающиеся морфологически (гетероморфная смена поколений). Это один из немногих известных у грибов случаев смены поколений в цикле развития. Она отсутствует у всех высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов) и известна еще только у хитридиомицетов в порядках хитридиевых (Physoderma) и бластокладиевых (Blastocladiella и Allomyces).

Гаплоидный мицелий гриба лишен перегородок либо немногочисленные перегородки делят его на крупные многоядерные клетки. Этот мицелий может образовывать почкующиеся клетки. На нем интеркалярно (вставочно по ходу гифы) образуются удлиненные спорангии, содержащие многочисленные (до 40) веретеновидные споры (рис. 62). Эти споры могут прорастать в новый гаплоидный мицелий, т. е. функционировать как споры бесполого размножения, но чаще они функционируют как гаметы, попарно копулируя и образуя зиготу. Из зиготы развивается ветвящийся диплоидный мицелий, состоящий из одноядерных клеток. На концах его гиф образуются шаровидные сумки, содержащие по восемь гаплоидных аскоспор.

Прорастая, аскоспоры снова дают начало гаплоидному неклеточному мицелию (рис. 62).

Эремотециум Эшби (Eremothecium ashbyi), также паразитирующий на коробочках хлопчатника, образует дихотомически ветвящийся

мицелий ярко-желтого цвета, состоящий из многоядерных клеток. Окраска мицелия гриба обусловлена присутствием рибофлавина, который накапливается в нем в таких количествах, что выпадает в виде кристаллов в вакуолях. На мицелии образуются продолговатые многоспоровые спорангии с веретеновидными спорами. Оболочка спорангия после созревания лопается, споры освобождаются и прорастают не сливаясь, в отличие от предыдущего вида. На образовавшихся проростках развиваются сумки, содержащие от 4 до 32 аскоспор (рис. 63).

Гриб хорошо растет на питательных средах и используется в микробиологической промышленности для получения рибофлавина. Для производства витамина эремотециум выращивают в глубинной культуре при хорошей аэрации на средах с органическими источниками азота, витаминами и углеводами при температуре 28—30 °С. В этих условиях мицелий гриба синтезирует большое количество рибофлавина, выделяющегося в среду. Его выход составляет 1—2 *г*, а по некоторым данным — до 6 *г* чистого вещества на 1 *л* среды.

В животноводстве используют концентраты рибофлавина или обогащенные им добавки к кормам. Для их получения продуцент выращивают на зерне или различных отходах пищевой промышленности. Субстрат при выращивании на нем гриба сохраняет свои пищевые качества и обогащается витамином, содержание которого доходит до 2—3 *г* на 1 *кг* сырья.

Для рода *нематоспора* (Nematospora) характерны восьмиспоровые сумки и веретеновидные двуклеточные аскоспоры с длинным придатком на одном конце (рис. 62). Мицелий у видов этого рода может почковаться.

Виды рода нематоспора паразитируют на различных растениях, вызывая гниль семян и мясистых частей плодов. *Лещиновая нематоспора* (N. coryli) вызывает гниль лесных орехов, а в последние годы обнаружена на фисташке в ряде стран Северной Африки и Азии, где причиняет большой ущерб. В республиках Средней Азии в 1967—1970 гг. она вызвала потери урожая фисташки до 30% (Н. В. Кутлунина). Гриб поражает семя, которое сначала темнеет, а затем сгнивает, покрываясь белым налетом аскоспор и почкующихся клеток гриба. Околоплодник не поражается, и орехи внешне выглядят здоровыми. Только расколов их, можно обнаружить признаки заболевания.

В культуре этот вид образует хорошо развитый мицелий и почкующиеся клетки. Диплоидизация происходит в результате слияния клеток мицелия или аскоспор, и зигота развивается в сумку сразу, или сначала из нее вырастают гифы, а на них образуются сумки. Смены поколений нет.

Рис. 63. Аскоспоры эремотециума Эшби (Eremothecium ashbyi).

Известны также нематоспоры, паразитирующие на других растениях. На хлопчатнике в некоторых районах Африки, Азии, Северной и Центральной Америки встречается *хлопчатниковая нематоспора* (N. gossypii), на фасоли и других растениях — *фасолевая нематоспора* (N. phaseoli), а на томатах — *томатовая нематоспора* (N. lycopersici).

Спермофторовые представляют интересную группу низших аскомицетов, сочетающую примитивные признаки предков (неклеточный гаплоидный мицелий, образование спорангиев, смена поколений в цикле развития) с продвинутыми признаками аскомицетов (клеточный мицелий, образование сумок с фиксированным числом аскоспор). По увеличению продолжительности диплоидной фазы в цикле развития спермофторовые сходны с некоторыми сахаромицетами.

ПОРЯДОК ТАФРИНОВЫЕ (TAPHRINALES)

Тафриновые грибы — одни из наиболее специализированных представителей высших грибов, объединенных в одно семейство *тафриновых* (Taphrinaceae) с одним родом *тафрина* (Taphrina), объединяющим около 100 видов. Все они ведут паразитический образ жизни, вызывая на высших растениях образование галлов, «ведьминых метел», деформацию листьев, различные уродства. Плодовые тела отсутствуют. Мицелий грибов расползается по межклетникам и клеткам в тканях растений-хозяев, т. е. он эндофитный. У многих видов мицелий зимующий, сохраняющийся из года в год в трещинах коры, в стеблях и почках пораженных растений.

Заражение осуществляется гаплоидными аскоспорами. Разрастаясь по тканям, гифы проникают между эпидермисом и кутикулой. Здесь они расчленяются на двухъядерные клетки, в которых между ядрами совершается кариогамия. В верхней части клеток (после осуществления кариогамии) возникает гифальный вырост, в который перемещается диплоидное ядро. Постепенно вырост прорывает кутикулу и превращается в сумку, оказывающуюся на поверхности зараженного органа. Клетки, дающие начало сумкам, названы аскогенными. По форме сумки могут быть цилиндрическими, булавовидными или же удлиненными. Они достигают 60, а у некоторых видов и более 100 *мкм* в высоту и 25 *мкм* в ширину. В основании сумок находится лишенная протопласта клетка, образовавшаяся в результате деления аскогенной клетки и сохраняющая связь сумки с гифами (рис. 64).

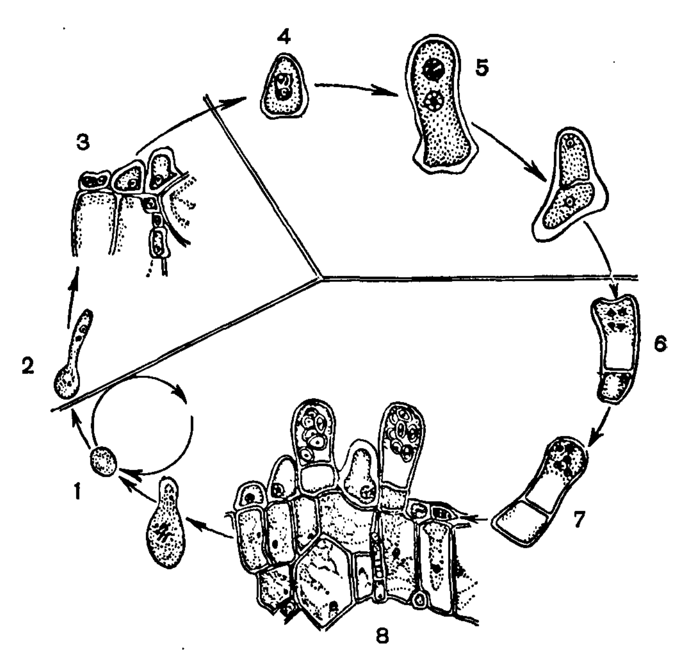


Рис. 64. Цикл развития (*1—8*) тафринового гриба.

Сформированные сумки плотно прилегают друг к другу, образуя более или менее правильный слой, имеющий сходство с гимением высших сумчатых грибов. Однако в отличие от последних гимений тафриновых грибов не заключен в какие-либо специальные плодовые тела. Поэтому тафриновые грибы также часто называют г о л о с у м ч а т ы м и. Слой сумок обычно имеет желтый, красный, розовый или фиолетовый оттенок, придающий необычную окраску зараженному органу. Диплоидное ядро в сумке после окончания ее формирования трижды делится. В результате этого деления возникают 8 гаплоидных ядер, которые дают начало 8 аскоспорам. Споры большей частью округлые или яйцевидные и достигают 7—10 *мкм* в диаметре. Эти аскоспоры способны к почкованию, в результате чего число их в сумках может увеличиваться в 2—4 раза. Многие из тафриновых грибов гетероталличны.

Как паразиты тафриновые грибы вызывают у растений-хозяев серьезные заболевания. Эти заболевания выражаются в нарушении нормального развития зараженных органов и в возникновении их разнообразных уродств. Хорошо известны вызываемые тафриновыми грибами уродства плодов, листьев и стеблей.

Установлено, что возникновение деформаций у зараженных растений связано со способностью тафриновых грибов выделять вещества с гормональной активностью, а также вещества, вызывающие интенсификацию синтеза фитогормонов самими растениями-хозяевами. Тафриновые грибы выделяют такие фитогормоны, как бета-индолилуксусная кислота и вещества типа цитокининов, а также усиливают их синтез. Вещества типа цитокининов выделяет, например, возбудитель Taphrina cerasi. В результате действия фитогормонов в тканях зараженных органов увеличивается активность деления клеток, тормозятся процессы клеточной дифференциации и стимулируется гипертрофия клеток, в результате чего возникают деформации зараженных органов, а также изменение их размеров по сравнению с нормальным. Такое изменение наиболее заметно при поражении плодов. Например, *сливовая тафрина* (T. pruni) — возбудитель «кармашков» сливы — вызывает увеличение плодов этого растения более чем в 4 раза (рис. 66). У каждого из видов растений-хозяев возникновение деформаций вызывают особые виды грибов.

Тафриновые грибы — высокоспециализированные паразиты. Каждый их вид способен заразить и развиваться лишь в определенных органах одного или нескольких близкородствен-

ных растений. Паразиты поражают главным образом представителей розоцветных (Rosaceae), ивовых (Salicaceae), березовых (Betulaceae), буковых (Fagaceae), ильмовых (Ulmaceae), кленовых (Aceraceae), а также и некоторые папоротники. Многие из тафриновых грибов являются паразитами дикорастущих и культивируемых косточковых плодовых — терна, вишни, алычи, черешни, абрикоса, персика, миндаля, а также боярышника, березы, тополя, дуба, ольхи и клена.

Тафриновые грибы распространены преимущественно в умеренном поясе. Они заходят в северные широты до пределов распространения растений-хозяев. В южном полушарии они встречаются значительно реже. В тропиках их число невелико.

Многие из тафриновых грибов наносят большой вред плодоводству. Например, среди возбудителей болезней персика наиболее опасным является *тафрина деформирующая* (T. deformans), распространенная почти по всему земному шару. Этот гриб вызывает болезнь, известную под именем курчавости. Листья, заражаемые грибом при распускании почек, морфологически недоразвиваются, увеличиваются почти в 2 раза по сравнению с незараженными, хотя жилки у них обычно остаются укороченными (рис. 65). Особенно разрастаются те листья, которые находятся в нижней части зараженных однолетних побегов. Вследствие увеличения числа делений клеток паренхимы пластинки листьев утолщаются и становятся хрупкими. Устьица у них теряют способность закрываться, что препятствует нормальному дыханию и испарению. В пораженных листьях увеличивается содержание воды, которое на 10—16% может быть большим, чем нормальное. Больные листья хорошо отличимы по их волнистой поверхности, а также по окраске, которая вначале желто-зеленая, а затем янтарная, розовая, розово-фиолетовая и бурая. Содержание хлорофилла в зараженных листьях вначале уменьшается, а затем он полностью разрушается. Буреющие листья быстро опадают, причем обычно начиная с основания пораженных побегов. До опадения, через 10—12 дней после первых проявлений болезни, на нижней стороне листовых пластинок можно увидеть образование сумок, причем мицелий гриба в листьях распространяется между кутикулой и эпидермой.

Осень и зиму до весеннего распускания почек аскоспоры переживают в трещинах коры и под чешуйками почек, причем наиболее опасны при весеннем заражении споры, сохраняющиеся в почках. Весной в почках происходит копуляция гаплоидных аскоспор и возникает двухъядерный (дикариотический) мицелий, гифы которого заражают листья. Важно отметить, что возбудитель курчавости способен заразить только молодые листья. Через две недели после начала распускания последние приобретают устойчивость к грибу. Здесь следует отметить опасность использования для прививок черешков от зараженных деревьев, так как мицелий, находящийся в них, может заразить деревья, которые были здоровыми. Пораженные побеги (в первую очередь однолетние) необходимо обрезать и уничтожать.

Рис. 65. Курчавость листьев персика.

Помимо листвы, деформирующая тафрина заражает стебли и плоды. Стебли при этом желтеют, искривляются и утолщаются. У них разрастается паренхима коры, нарушается строение проводящих пучков, и начиная от верхушки, зараженные стебли постепенно засыхают или отмирают при заморозках. Плоды на зараженных побегах недоразвиваются и деформируются. У них появляются тканевые разрастания, и они, как и листья, опадают.

При сильном заражении, когда деревья оголяются, в течение лета образуется новая листва. Это приводит к нарушению нормального развития цветков и плодов, так как связано с неправильным использованием питательных веществ, и, следовательно, к уменьшению урожая. На второй год после заражения плодоношение также ослаблено, а нередко полностью отсутствует. Через несколько лет зараженные деревья погибают. Распространению гриба благоприятствуют снижение температуры и весеннее повышение относительной влажности. Следует отметить, что не все сорта персика поражаются одинаково. Например, такие сорта, как Пушистый ранний, Большой мильон и Рогестер, относительно устойчивы к этому паразиту. У вишни курчавость листьев, сходную с курчавостью листьев персика, вызывает гриб *малая тафрина* (T. minor), а у миндаля — гриб *тафрина миндаля* (T. amygdali).

Большой урон плодоводству наносит, далее, *сливовая тафрина* (T. pruni), поражающая сли-

Рис. 66. «Кармашки» сливы.

ву, вишню, алычу, а также терн и черемуху. Его гифы, возникающие при прорастании отпочковавшихся аскоспор, проникают через цветоножки в завязь и при благоприятных условиях — повышенной влажности и температуре 17—19° С — во время цветения через две недели или месяц после заражения вызывают появление уродливых плодов. Первые признаки заболевания появляются через 12—15 дней после цветения. У зараженных плодов, постепенно покрывающихся беловатым восковидным налетом — сумчатым спороношением,— разрастается перикарпий, косточка и зародыш не образуются и вместо них возникает обширная полость.

За сходство с раздутыми кармашками болезнь, вызываемая сливовой тафриной, была названа «кармашками плодов» или «дутыми плодами» (рис. 66). Пораженные плоды к концу лета подсыхают и опадают с деревьев. В пищу они не пригодны, и необходима организация их сбора и уничтожения.

Следует отметить, что сливовая тафрина вызывает не только уродство плодов. При исследовании зараженной ею черемухи было обнаружено, что этот гриб приводит к возникновению махровых цветков, утолщению чашелистиков, а также тычинок. Распространению гриба благоприятствуют умеренная температура (17—19° С) и обильная влажность при цветении. Зимует гриб в трещинах коры, в почках и тканях зараженных побегов.

Опасную болезнь, известную под именем «ведьмина метла», вызывает у вишни гриб T. cerasi, а у сливы — гриб T. insititiae. Такое название дано болезни за своеобразное внешнее проявление. Мицелий этих грибов многолетний. Он сохраняется в коре, древесинных лучах и в сердцевине и вызывает возникновение густых скоплений утонченных и укороченных, нередко сильно разветвленных и почти никогда не плодоносящих побегов с мелкими неправильной формы листьями, которые опадают раньше здоровых. «Ведьмины метлы» особенно хорошо заметны весной, так как они раньше покрываются листочками, чем здоровые ветви. В результате возникновения «ведьминых метел» зараженные деревья ослабляются и у них уменьшается урожай плодов. Поражение этими грибами, как и другими тафриновыми, приводит к ослаблению жизнеспособности зараженных растений, в результате чего они заселяются и иными видами грибов. Так, например, на плодах и листьях зараженных T. cerasi поселяется несовершенный гриб из рода кладоспориум.

Своеобразное заболевание вызывает гриб T. bullata у груши. Это заболевание проявляется в виде пузыревидных пятен на пластинках листьев, что уменьшает их фотосинтезирующую поверхность и вследствие этого ослабляет зараженные деревья. Аскоспоры образуются на пораженных листьях с их нижней стороны.

Большой вред приносят тафриновые грибы лесу. На листьях различных видов тополя часто можно видеть округлые пузыревидные вздутия бурого или золотисто-желтого цвета, вызываемые грибом T. aurea. Этот паразит встречается весной на молодых листьях тополя, образуя сумки на нижней, вдавленной поверхности вздутий.

На черной ольхе ранней весной деформацию листьев вызывает T. tosquinetti. В результате поражения грибом листовая пластинка становится волнистой и покрывается сероватым налетом, состоящим из слоя сумок гриба.

T. polyspora вызывает деформацию, а также некроз листьев у татарского клена. Заболевание проявляется ранней весной вскоре после распускания листьев, на которых заметны вздутия фиолетового или серого цвета. На поверхности вздутий формируется слой сумок, содержащих споры. Летом ткани листьев, прилегающие к вздутиям, некротизируются, т. е. отмирают, при этом некроз может захватить значительную часть листа. Некроз листьев весьма опасен для молодых деревцов клена, так как ослабляет деревья, а подчас и вызывает их полное засыхание.

Деформацию листьев разных видов березы вызывают несколько видов тафрин: T. betulina, T. autumnalis, T. carnea.

Однако более заметны и приносят больший вред тафриновые грибы, вызывающие на лесных деревьях образование «ведьминых метел».

На березах «ведьмины метлы» образуют два вида тафриновых грибов: T. betulina — на березе пушистой и T. turgida — на березе бородавчатой. «Ведьмины метлы», образованные этими грибами, бывают весьма значительны, достигая подчас до 3 *м* в диаметре. Нередко на одном дереве образуется до 25 таких метел. Механизм их образования в этом случае в целом сходен с таковым у T. cerasi.

Споры возбудителя, попадая в ранки ранней весной, формируют мицелий. Последний проникает в живые клетки древесины, стимулируя их к активному делению. Спящие почки, располагающиеся в пораженном побеге, трогаются в рост, давая таким образом начало новым побегам. Мицелий из древесины ветвей переходит в эти новые побеги и листья, на которых в дальнейшем осуществляется образование сумок. Такого рода «ведьмины метлы» не являются украшением парков, и с ними ведется борьба путем обрезки зараженных ветвей и обмазки ран садовой замазкой.

Оба этих вида отличаются между собой, во-первых, специализацией, т. е. способностью поражать один из видов березы, а во-вторых, некоторыми, правда незначительными, морфологическими особенностями в строении сумок и спор.

«Ведьмины метлы», вызываемые тафриновыми грибами, встречаются также у других лесных деревьев. На клене их причиной является гриб T. acerina, на грабе — T. carpini, на белой ольхе — T. epiphylla. Однако во всех этих случаях метлы не столь велики по размерам, как метлы на березе, и вред от них незначителен.

У некоторых лесных пород тафриновые грибы поражают цветки и плоды. Сережки ольхи поражаются грибом T. alni-incanae. Под воздействием мицелия гриба весной происходит разрастание чешуй сережки, в результате чего последние деформируются.

При заболевании сережек тополя, вызываемом T. rhirophora, происходит заметное вздутие плодиков сережек. Последние приобретают золотисто-желтый оттенок в результате образования на их поверхности слоя сумок. У осины подобное заболевание вызывает T. johansoni, а у боярышника — T. crategi. У зараженных цветков обычно разрастается околоцветник, а у плодов — перикарпий, причем семена и зародыши недоразвиваются. Воротами заражения у лесных пород нередко оказываются повреждения, вызываемые насекомыми.

Борьба с тафриновыми грибами нелегкая, так как их мицелий постоянно находится в тканях растений-хозяев. В целях ограничения заражения рекомендуется раны на деревьях замазывать садовой замазкой, обрывать и уничтожать пораженные побеги и плоды, а заболевшие деревья обрабатывать веществами, убивающими гриб,— фунгицидами. Для борьбы с возбудителем курчавости листьев—грибом T. deformans ранней весной и осенью персики опрыскивают 4%-ной бордоской жидкостью или 0,75%-ным медным купоросом, а также обмывают препаратом ДНОК в 1%-ной концентрации. Вместо этих фунгицидов можно также применять 2—4%-ный динитроданбензол на коллоидной сере, 1%-ный фуклазин и 0,5%-ный цинеб. Последний препарат наряду с 0,5—0,7%-ной бордоской жидкостью, препаратами НИУИФ-2, НИИУНФ-3, НИУИФ-7 в 1%-ной концентрации, 0,5%-ным каптаном и 1%-ным цирамом целесообразно также применять и после цветения. Осенние и зимние месяцы также можно использовать для борьбы с T. deformans. В это время персики целесообразно опрыскивать 1%-ным носпразеном и 5%-ным тиовитом.

Против возбудителя «кармашков» хорошо применять опрыскивание сливы бордоской жидкостью, причем ранней весной в 2%-ной, а в летнее время в 1%-ной концентрации и весеннее опрыскивание 1—2%-ной ДНОК. Эти же препараты можно использовать и против возбудителя курчавости листьев груши — T. bullata. Для борьбы с возбудителем «ведьминых метел» черешни и сливы применяют 1%-ную бордоскую жидкость, 0,3—0,4%-ную хлористую окись меди, 0,4%-ный купрозан (хомецин) и 0,4%-ный цинеб.

Использование химических средств для борьбы с тафриновыми грибами осуществляется с помощью специальных машин — опрыскивателей, опыливателей и аэрозольных аппаратов.

ПОРЯДОК ПРОТОМИЦЕТОВЫЕ (PROTOMYCETALES)

Этот небольшой по объему порядок объединяет 4 рода с 25 видами. Все представители его — паразиты растений, не имеющие хозяйственного значения. Развиваясь на стеблях, черешках и жилках листьев, они вызывают образование небольших галлов, опухолей или вздутий. Грибы из родов *протомицес* (Protomyces), *тафридиум* (Taphridium) и *протомикопсис* (Protomycopsis) паразитируют исключительно на зонтичных и сложноцветных, а *миксия* (Mixia) — на папоротниках.

Внедряясь в растение, протомицетовые образуют в его тканях или под эпидермисом межклетный мицелий, состоящий из многоядерных

Рис. 67. Сныть, пораженная протомицесом крупноспоровым (Protomyces macrosporus).

крупных клеток. К концу периода вегетации на нем образуются многочисленные крупные хламидоспоры, обычно одетые трехслойной оболочкой с толстым коричневым экзоспорием и тонкими мезоспорием и эндоспорием. Хламидоспоры располагаются в глубине тканей хозяина (Protomyces), под эпидермисом (Taphridium) или в стенках эпидермальных клеток (Mixia). Функционально они представляют покоящиеся споры и служат для перезимовки гриба, но у некоторых представителей этого порядка они прорастают сразу после образования (например, Protomyces inundatus).

При прорастании хламидоспора набухает, прорывает жесткий экзоспорий, а ее содержимое, одетое эластичными внутренними слоями оболочки, образует пузырь, по периферии которого располагаются ядра. Цитоплазма постенного слоя раскалывается на одноядерные участки, ядра делятся на 4, и вокруг них формируются аскоспоры, освобождающиеся после созревания через разрыв оболочки сумки. Аскоспоры копулируют попарно, и развивающийся из зиготы диплоидный мицелий заражает растения. У некоторых видов этого порядка обнаружен биполярный гетероталлизм.

Сумку протомицетовых часто называют с и н а с к о м — сложной сумкой, трактуя каждый участок цитоплазмы с ядром, делящимся на 4, как голую сумку, лишенную оболочки. Сумки такого типа известны у некоторых микроасковых (стр. 129).

Центральный род порядка — *протомицес* (Protomyces) — объединяет 15 видов, образующих шаровидные хламидоспоры, обычно в глубине тканей растения. Наиболее распространенный вид этого рода — *крупноспоровый протомицес* (P. macrosporus) — часто встречается в умеренной зоне на сныти, реже — на других зонтичных (борщевике, тмине, пастернаке, поручейнике и цикуте ядовитой).

На листовых жилках и черешках, а также на стеблях хозяина образуются мелкие пузыревидные галлы (рис. 67). На срезах можно видеть мицелий гриба, проходящий по межклетникам растения-хозяина, а в конце периода вегетации — крупные шаровидные хламидоспоры.

Другой широко распространенный вид этого рода — *толстокожий протомицес* (P. pachydermus) — паразитирует на лекарственном одуванчике, вызывая образование опухолей на листьях и цветоносах этого растения.

Изучение цикла развития у этих распространенных видов затруднено тем, что их хламидоспоры требуют периода покоя и плохо прорастают на питательных средах в лаборатории. Поэтому он был подробно исследован у *пойменного протомицеса* (P. inundatus), вызывающего образование небольших галлов на стеблях, черешках и жилках листьев сельдерея. У этого гриба хламидоспоры освобождаются из тканей растения-хозяина в период его вегетации в результате разрыва галлов и прорастают сразу, без периода покоя. В лаборатории они прорастают уже через неделю в капле воды или на влажной фильтровальной бумаге.

Мицелий этого гриба, как и у крупноспорового протомицеса, распространяется в межклетниках растения, где и образует хламидоспоры. Молодые хламидоспоры содержат по 30—50 ядер, а в зрелых их бывает до 100—300. При образовании аскоспор цитоплазма хламидоспоры с ядрами сдвигается к периферии, в центре образуется большая вакуоля. Аскоспоры образуются внутри наружной оболочки хламидоспоры или в пузыре, выступающем из нее. Их бывает в одной хламидоспоре до 1000. Аскоспоры гаплоидны и содержат одно ядро. Мейоз при их образовании цитологически не доказан, но содержание ДНК в ядрах аскоспор в 2 раза меньше, чем в ядрах мицелия, что косвенно на него указывает (В а л а д о н и др., 1962).

Аскоспоры сливаются попарно и освобождаются из оболочки. Попадая на растение, они прорастают, и мицелий внедряется через эпидермис в ткани растения. Одиночные гаплоидные аскоспоры, попав на листья, обильно почкуются, но не образуют мицелия и не могут заражать растения.

В клеточных стенках пойменного протомицеса, как, вероятно, и других протомицесов,

хитин отсутствует, а основными полисахаридами являются маннан и глюкан, занимающий по свойствам промежуточное положение между целлюлозой и β-1-3-глюканом дрожжей.

У видов из рода *тафридиум* (Taphridium) хламидоспоры не залегают в беспорядке в глубине ткани, как у предыдущего рода, а образуют слой под эпидермисом. У наиболее распространенного вида этого рода — *тафридиума зонтичных* (T. umbelliferarum), вызывающего искривления и вздутия на листьях борщевика и горичника, при прорастании хламидоспор синаски располагаются слоем, как сумки у тафриновых. Хламидоспоры прорастают без периода покоя, а зимует мицелий в корневищах растений.

По характеру поражения тафридиум напоминает тафриновые грибы.

Интересный вид — *чистоустовая миксия* (Mixia osmundae) — встречается на папоротниках из рода Osmunda в Северной Америке и Японии. Этот гриб вызывает образование на листьях папоротников слегка вздутых желто-коричневых пятен. Гифы врастают в клеточные стенки эпидермиса растения и образуют в них тонкостенные хламидоспоры. При их прорастании развиваются выросты, прорывающие наружный слой стенки эпидермиса, и образуют, как у тафридиума, слой сумок. Цитоплазма располагается в постенном слое и отделяется перегородкой от центральной части выроста. В результате этого образуется колонка, как в спорангиях мукоровых. После развития спор оболочка разрушается и они свободно лежат на колонке.

Положение порядка протомицетовых в системе до сих пор остается спорным. На его связь с аскомицетами указывает строение клеточной стенки, имеющее сходство с дрожжами, а также продолжительная диплоидная фаза в цикле развития, характерная и для некоторых дрожжей. Прорастающие хламидоспоры протомицетовых можно считать сложной сумкой, так как в них происходит мейоз, а затем образование эндогенных спор, как и в сумках аскомицетов.

Некоторые микологи возражали против такой трактовки на том основании, что хламидоспоры протомицетовых представляют покоящиеся структуры. Но образование покоящихся хламидоспор и затем развитие из них сумок можно рассматривать как приспособление этих грибов к перезимовке или выживанию в неблагоприятных условиях.

У высших аскомицетов такую функцию часто выполняют плодовые тела, развитие которых начинается в конце периода вегетации, а сумки с аскоспорами созревают после перезимовки.

ПОРЯДОК АСКОСФЕРОВЫЕ (ASCOSPHAERALES)

Этот порядок объединяет всего 2 рода с 4 видами. Все представители рода *аскосфера* (Ascosphaera) — паразиты насекомых. Грибы единственного вида второго рода — *ульевая беттсия* (Bettsia alvei) — развиваются в ульях на перге.

Широко распространенная в Европе *пчелиная аскосфера* (Ascosphaera apis) — обычный паразит на личинках медоносной пчелы. Паразит вызывает у пчел заболевание, называемое пчеловодами известковой или каменной деткой. Заражая личинки, гриб вызывает их гибель, а затем мумификацию. Мумии очень твердые, имеют серовато-белую окраску и выглядят как известковые, откуда и произошло название болезни.

Заболевание пчел, вызываемое этим грибом, было впервые обнаружено в Германии в начале нашего века. Сейчас это один из основных возбудителей микозов пчел в Европе. Во Франции, например, при обследовании ульев в 1971 г. было установлено, что в 86% случаев микозы пчел вызываются именно этим видом.

Цикл развития пчелиной аскосферы хорошо изучен. Мицелий гриба имеет типичные для аскомицетов септы, его клеточные стенки содержат хитин. Все виды аскосферовых гетероталличны, и у них наблюдается половой диморфизм (морфологический гетероталлизм), необычный для аскомицетов. Мицелии разного пола хорошо различаются по окраске. При развитии совместимых мицелиев на одном из них образуются аскогоны с трихогинами, сливающимися с вегетативными клетками мицелия противоположного пола. Затем из аскогона развивается своеобразная спороносная структура, называемая с п о р о ц и с т о м. Аскогон разрастается, протопласт внутри его одевается оболочкой и образует аскогенные гифы из двухъядерных клеток. На них по способу крючка образуются сумки, собранные в округлые группы. К моменту созревания аскоспор стенки отдельных сумок разрушаются, но их группы одеваются собственной тонкой оболочкой. Одновременно с развитием сумок оболочка аскогона хитинизируется и приобретает оливковую или темно-коричневую окраску.

В зависимости от субстрата и температуры зрелый спороцист имеет размеры 45—120 *мкм*. Он содержит шаровидные комки аскоспор, освобождающихся после разрыва его оболочки (рис. 68). Аскоспоры имеют клейкую поверхность, что облегчает их распространение насекомыми.

Подобное «известковой детке» пчел заболевание личинок листогрызущих пчел вызывает гриб

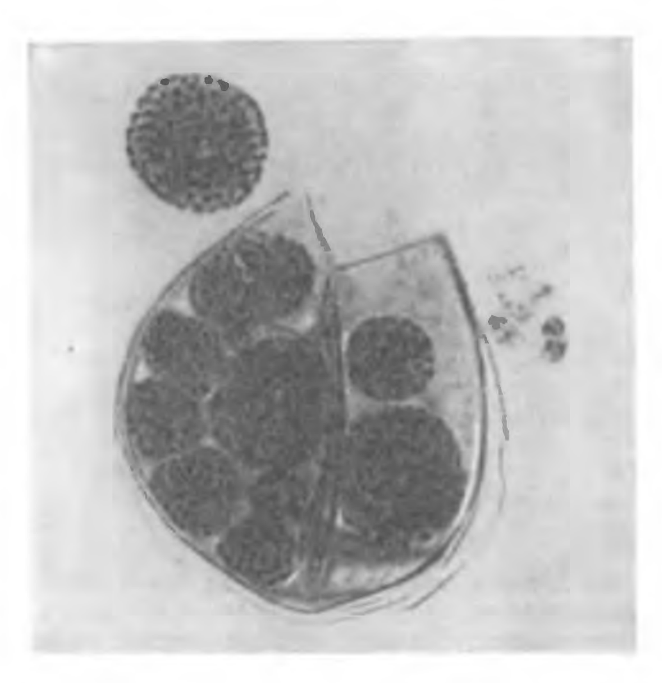


Рис. 68. Аскосфера пчелиная (Ascosphaera apis): сумки в спороцисте.

Ascosphaera proliperda, обнаруженный в теплицах Дании. Предполагают, что для видов аскосферы характерна довольно узкая видовая специализация.

В отличие от видов рода аскосфера ульевая беттсия развивается сапрофитно в ульях на собранной пчелами пыльце, за что она получила у пчеловодов название пыльцевой плесени. Гриб плохо развивается при температуре выше 20° С и встречается в ульях в основном с осени до весны. Развитие спороциста у этого вида сходно с описанным выше, но сумки не соединяются в комки, и после разрушения их оболочек аскоспоры свободно лежат в спороцисте. В цикле развития ульевой беттсии присутствует конидиальная стадия, неизвестная в роде аскосфера.

Систематическое положение аскосферовых, как и порядка протомицетовых, неясно. По образованию аскогенных гиф, развитию сумок по способу крючка они сходны с высшими аскомицетами. Поэтому многие микологи относят их к плектомицетам.

Однако у всех плектомицетов образуются настоящие плодовые тела — клейстотеции или перитеции с оболочкой (перидием) гифенного строения. У аскосферовых функции перидия выполняет уплотненная оболочка аскогона. В связи с этим формально порядок аскосферовых может быть отнесен к гемиаскомицетам, для которых характерно отсутствие плодовых тел.

Иногда спороцист аскосферовых называют синаском, по аналогии со спороносной структурой протомицетовых, однако это сходство лишь внешнее. По циклу развития, характеру формирования сумок, а также химизму клеточных стенок эти порядки существенно различаются. Обе группы узкоспециализированы (паразиты растений и паразиты насекомых) и, вероятно, представляют слепые эволюционные ветви, происходящие от примитивных первичных аскомицетов (порядок Ascosphaerales) или общих с аскомицетами предков (порядок Protomycetales).

ПОДКЛАСС ЭУАСКОМИЦЕТЫ (EUASCOMYCETIDAE)

У эуаскомицетов сумки образуются в настоящих плодовых телах — а с к о к а р п а х, развивающихся по аскогимениальному типу. Образование перидия (оболочки) такого плодового тела происходит после плазмогамии. Гаплоидные вегетативные гифы оплетают развивающиеся аскогенные гифы и сумки, образуя плотную покровную ткань. Лишь у немногих примитивных представителей этого подкласса сумки образуются группами или пучками на мицелии и не окружены п е р и д и е м или перидий плодового тела представляет очень рыхлое, просвечивающее сплетение гиф, например роды *биссохламис* (Byssochlamys, рис. 71) и *аскодесмис* (Ascodesmis, рис. 129).

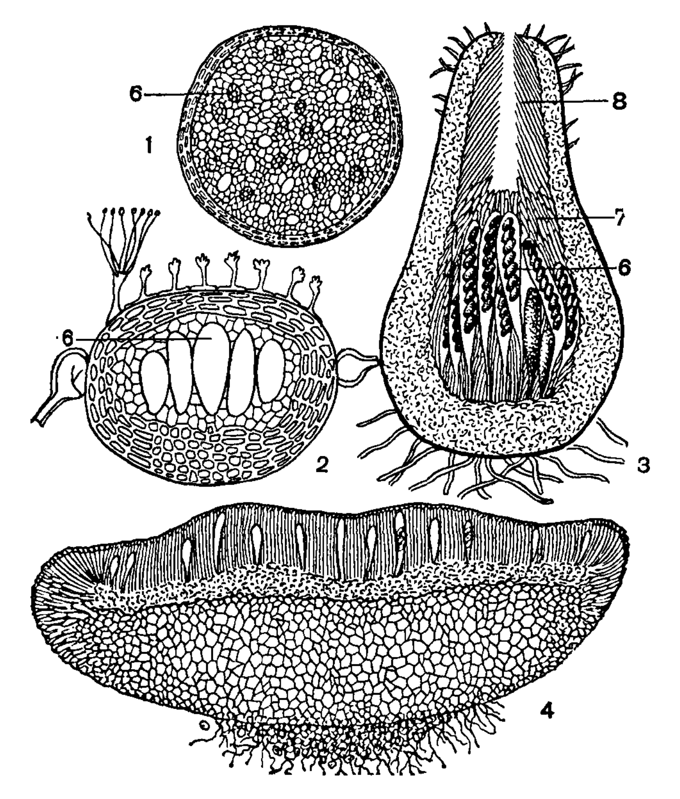
По строению различают три типа плодовых тел — клейстотеций, перитеций и апотеций.

К л е й с т о т е ц и и — округлые, полностью замкнутые плодовые тела, содержащие только сумки, стерильные элементы (парафизы) в них отсутствуют. Сумки в клейстотециях располагаются в беспорядке во внутренней плектенхиме (порядок эуроциевые — Eurotiales, рис. 69, *1*) или образуют пучок или слой (порядок мучнисторосяные — Erysiphales, рис. 69,*2*). Созревшие аскоспоры освобождаются из клейстотеция или после разрушения перидия, или в результате его разрыва под давлением набухающих сумок. У некоторых грибов (например, Cephalotheca savoryi, Batistia annulipes) перидий вскрывается в строго определенном месте, по швам. У групп с прототуникатными сумками освобождение аскоспор из клейстотециев всегда происходит пассивно. Для мучнисторосяных,

образующих в клейстотециях унитуникатные сумки, характерно активное выбрасывание аскоспор. Сумки с созревшими аскоспорами набухают, и их давление разрывает перидий клейстотеция. Сумки выступают из плодового тела или даже выдавливаются или выбрасываются из него. Дальнейшее набухание сумок вызывает их разрыв, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Перитеции — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине (рис. 69,*3*). Перидий обычно хорошо развит, плотный, с различными окраской (от яркой или светлой до черной) и консистенцией (от мягкой, мясистой до твердой, углистой). Со дна перитеция пучком или слоем поднимаются сумки, обычно булавовидные или цилиндрические. Между сумками развиваются стерильные элементы — парафизы, или апикальные парафизы. Настоящие парафизы врастают в полость перитеция между сумками от внутренних слоев его основания. Они свободны на концах, простые или ветвящиеся. У грибов порядка *гипокрейные* (Hypocreales) в перитециях образуются апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость перитеция сверху (с «потолка») к его основанию. Сумки в этом случае врастают между апикальными парафизами. Кроме парафиз, в перитеции имеются перифизы — нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитеция и направленные к выходу. Сумки, парафизы и внутренние ткани перитеция называют его центром. Развитие центра перитеция — важный систематический признак, используемый при разграничении порядков.

Выбрасывание аскоспор из перитециев обычно происходит активно. Упорядоченное расположение сумок в перитеции позволяет им поочередно, удлиняясь за счет растяжения оболочки или роста, достигать отверстия перитеция и выбрасывать споры на расстояние до 20 *см* (рис. 70). У некоторых эуаскомицетов аскоспоры выбрасываются из сумки не все одновременно, а поочередно, например у грибов рода *кордицепс* (Cordyceps). Наконец, у *диапортовых* (Diaporthales) сумки имеют короткую, быстро растворяющуюся ножку и в зрелости свободно лежат в слизи в полости перитеция. При набухании сумок в перитеции создается давление и они поочередно выталкиваются к отверстию перитеция и выбрасывают аскоспоры. Такой механизм обеспечивает быстрое освобождение аскоспор из перитециев с длинной шейкой. У Endothia parasitica, например, за час из перитеция выбрасывается около 14 000 аскоспор. Лишь у немногих аскомицетов в перите-



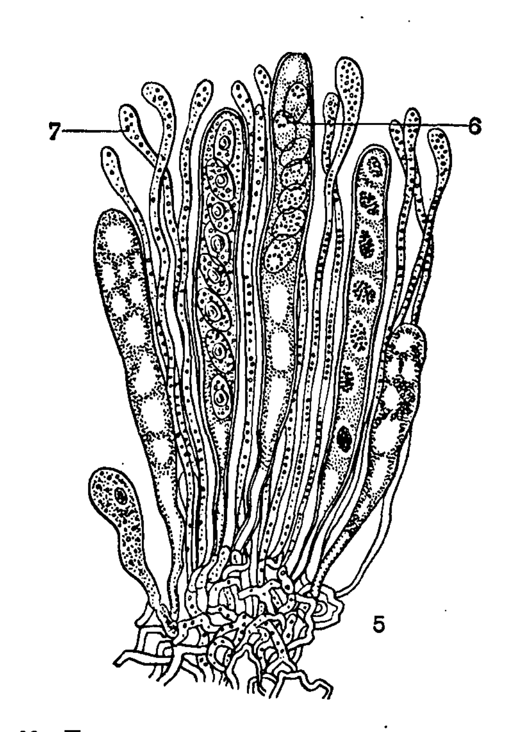


Рис. 69. Плодовые тела эуаскомицетов:

1 2 — клейстотеции; *3* — перитеций; *4—5* — апотеций; *6* — сумка; *7* — парафизы; *8* — перифизы.

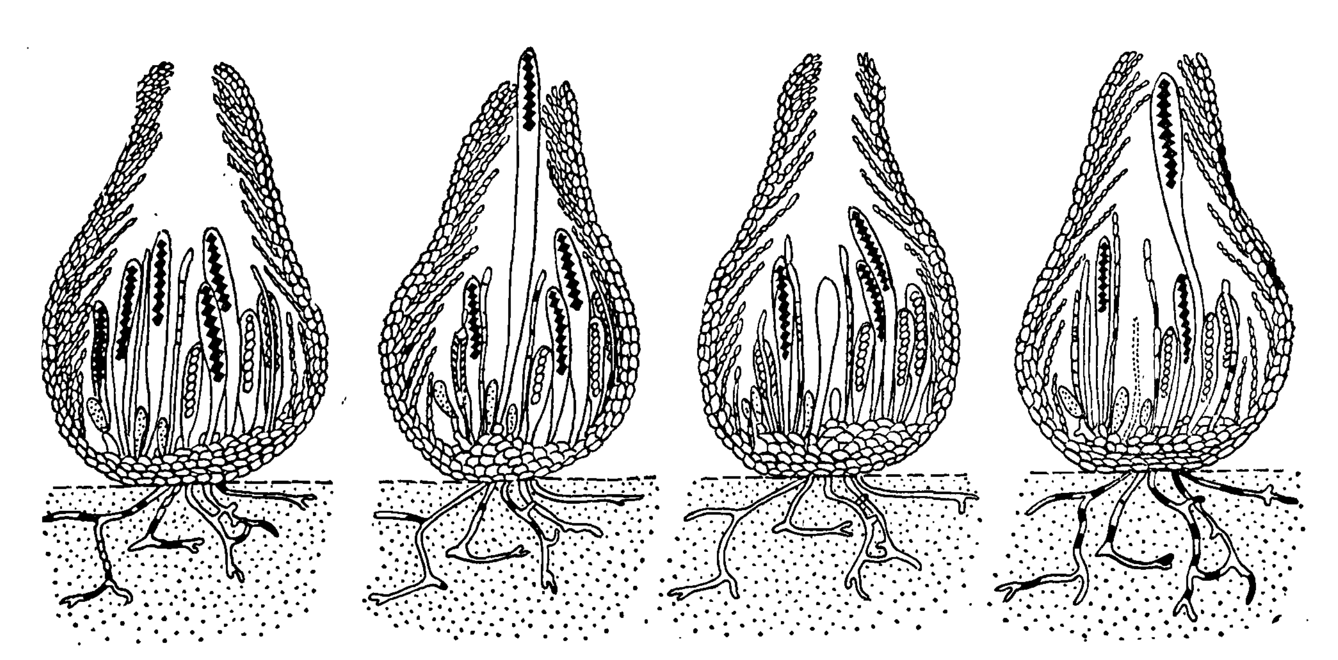


Рис. 70. Выбрасывание аскопор из перитеция сордарии.

циях образуются прототуникатные сумки. В этом случае зрелый перитеций содержит массу аскоспор, погруженных в слизь. При ее набухании эта споровая масса выдавливается через носик перитеция и образует у его устья капельку или длинную нить, например у грибов из родов *хетомиум* (Chaetomium), *цератоцистис* (Ceratocystis), *микроаскус* (Microascus).

Апотеции — широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные, дисковидные или чашевидные. На их верхней стороне располагается слой сумок и парафиз, называемый гимением (рис. 69,*4-5*). Под гимением находится тонкий слой переплетающихся гиф — субгимений, или гипотеций. Мясистая стерильная часть апотеция — эксципул — состоит из двух частей — внешнего эксципула, образующего оболочку апотеция, и внутреннего, или медуллярного, эксципула (мякоти). У некоторых аскомицетов мякоть в апотециях отсутствует.

Выбрасывание аскоспор из апотеция происходит активно. Расположение сумок широко открытым гимением дает возможность одновременного выбрасывания аскоспор из многих сумок в виде «взрыва» или «залпа». При прикосновении к крупным апотециям пецицовых можно видеть над ними легкое облачко выброшенных аскоспор и даже слышать характерный щелчок. Лишь у немногих эуаскомицетов, образующих апотеции, происходит последовательное освобождение аскоспор из сумок, например у грибов *геоглоссум* (Geoglossum). Аскоспоры выбрасываются из апотециев на расстояние 0,5—20 *см*, а у некоторых видов — до 60 *см*.

Строение апотециев у некоторых групп эуаскомицетов отличается от типичного. Они могут быть булавовидными у *геоглоссума* (Geoglossum), дифференцированными на шляпку и ножку у *сморчков* и *строчков* (Morchella, Verpa, Gyromitra), иметь вид лопаточки у *спатуларии* (Spathularia). У трюфелевых в связи с обитанием под землей апотеции вторично замкнутые.

Апотеций — наиболее совершенный тип плодового тела аскомицетов, обеспечивающий максимальную продукцию аскоспор и их активное выбрасывание на большое расстояние.

Плодовые тела эуаскомицетов обычно мелкие. Размеры клейстотециев и перитециев не превышают 1—2 *мм*. Апотеции — более крупные плодовые тела, их размеры — от долей миллиметра до 15—20 *см*, а у некоторых грибов и более крупные.

У многих эуаскомицетов плодовые тела образуются не на мицелии, а на стромах различного размера, окраски и консистенции, состоящих из переплетения гиф. Однако и в этом случае каждое плодовое тело имеет собственный перидий, хотя бы на ранних стадиях развития.

Система эуаскомицетов основана на строении плодовых тел, типе развития центра перитеция (у пиреномицетов), строении сумок, наличии и характере стромы. В современной системе эуаскомицеты часто для удобства делят на группы порядков, соответственно типу плодовых тел и сумок.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ПЛЕКТОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — клейстотеции, реже перитеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное. Группа объединяет три порядка: эуроциевые (Eurotiales), онигеновые (Onygenales) и микроасковые (Microascales).

ПОРЯДОК ЭУРОЦИЕВЫЕ (EUROTIALES)

Этот порядок называют также плектоасковыми (Plectascales) или аспергилловыми (Aspergillales). Он объединяет несколько сотен видов. Плодовые тела эуроциевых — клейстотеции с беспорядочно расположенными внутри прототуникатными сумками — образуются обычно на мицелии на поверхности субстрата или бывают погружены в него. Лишь у немногих представителей этой группы они развиваются в стромах, обычно напоминающих склероции.

Клейстотеции у большинства эуроциевых микроскопические (не более 1—2 *мм* в диаметре, чаще 100—500 *мкм*). Исключение составляют только грибы семейства *элафомицетовых* (Elaphomycetaceae), подземные клейстотеции которых достигают нескольких сантиметров в диаметре.

У некоторых наиболее примитивных эуроциевых клейстотеции отсутствуют и сумки образуются группами на мицелии (например, Byssochlamys, рис. 71); у других перидий клейстотециев очень рыхлый, просвечивающий (например, Amauroascus).

Перидий клейстотециев имеет разнообразное строение, от рыхлого, паутинистого переплетения гиф, мало отличающихся от вегетативных (например, у Amauroascus, Arachniotus), до плотного псевдопаренхиматического (Elaphomyces granulatus).

Сумки у эуроциевых развиваются на аскогенных гифах различными способами — цепочками по ходу гифы (например, у Talaromyces flavus), из боковых выростов аскогенных гиф (Eupenicillium), по способу крючка (Eurotium, Sartorya). Они прототуникатные, с быстро разрушающейся оболочкой, шаровидные или грушевидные, с 2—8 аскоспорами. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные (красные, фиолетовые, коричневые), шаровидные, эллипсоидальные или линзовидные, часто с разнообразной орнаментацией. Освобождение аскоспор происходит пассивно после разрушения оболочки сумки и перидия клейстотеция.

В распространении большинства эуроциевых существенную роль играет бесполое размножение. Лишь немногие представители этого порядка имеют в цикле развития только сумчатую стадию. Наиболее распространены конидиальные спороношения двух типов — алевриоспоры и фиалоспоры (способы их образования см. в разделе о дейтеромицетах, стр. 370). Первые из них толстостенные, одноклеточные (например, у Emmonsiella capsulata) или многоклеточные, часто очень крупные, до 150 *мкм* длиной (например, у дерматофитов, рис. 75, 76). Если алевриоспоры встречаются и у некоторых гемиаскомицетов, то второй тип конидий — фиалоспоры — впервые появляется именно у эуроциевых. Этот тип конидий характерен и для некоторых групп пиреномицетов, например гипокрейных. Спорогенные клетки — фиалиды — образуются одиночно на гифах мицелия, например у грибов рода *эмерицеллопсис* (Emericellopsis) или на специализированных конидиеносцах, часто сложного строения: конидиальные стадии *пеницилл* (Penicillium) и *аспергилл* (Aspergillus), характерные для некоторых родов семейств эуроциевых (рис. 231).

У эуроциевых наблюдается также аггрегация конидиеносцев — образование коремий, например у *пенициллиопсиса* (Penicilliopsis), и даже пикнид у *пикнидиофоры* (Pycnidiophora). Некоторые эуроциевые образуют мелкие шаровидные или продолговатые склероции.

Большинство эуроциевых — сапрофиты на различных субстратах растительного и животного происхождения, в том числе широко распространенные почвенные грибы, например роды *эмерицелла* (Emericella), *сартория* (Sartorya), *таларомицес* (Talaromyces) и многие другие. Некоторые представители этой группы, развиваясь на пищевых продуктах или различных промышленных материалах и изделиях, вызывают их плесневение и порчу (Byssochlamys fulva на фруктовых соках, многие виды пенициллов и аспергиллов). Кератинофильные эуроциевые образуют кератинолитические ферменты и поэтому могут развиваться на субстратах, содержащих кератин (нерастворимый фибриллярный белок),— на перьях, волосах, копытах, рогах (некоторые Gymnoascaceae), принимая участие в их разложении.

Среди эуроциевых есть также грибы, патогенные для человека и животных и вызывающие нередко тяжелые заболевания. Таковы дерматофиты, возбудители глубоких микозов (например, Emmonsiella capsulata).

Родственные эуроциевым несовершенные грибы из формального рода аспергиллус выделяют афлатоксин, вызывающий токсикоз у животных (см. о дейтеромицетах, стр. 390). Большинство используемых в производстве грибов — проду-

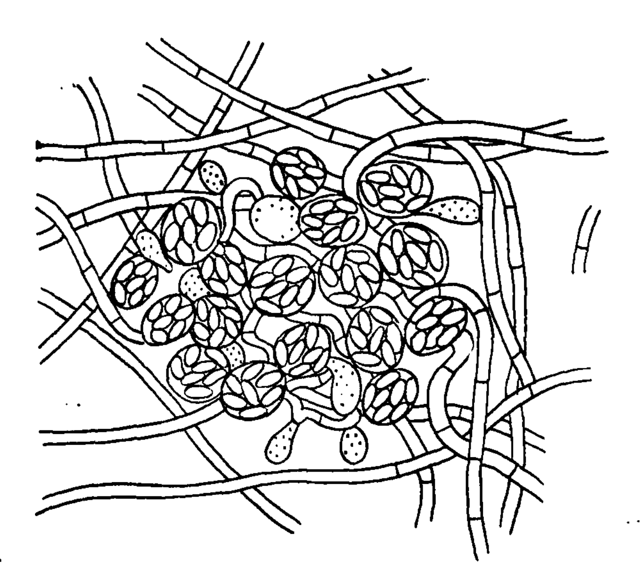


Рис. 71. Биссохламис белоснежный (Byssochlamys nivea).

центов антибиотиков, ферментов, органических кислот также относятся к этому порядку (виды эмерицеллопсис — продуценты антибиотика цефалоспорина С) или близки к эуроциевым (пенициллы и аспергиллы, см. о дейтеромицетах, стр. 383).

СЕМЕЙСТВО ГИМНОАСКОВЫЕ (GYMNOASCACEAE)

Это семейство объединяет группу грибов с мелкими примитивными клейстотециями, шаровидными или неправильной формы, образующимися на поверхности субстрата. Их перидий состоит из рыхлого сплетения гиф, напоминающих вегетативные гифы, например у родов *арахниотус* (Arachniotus) и *амауроаскус* (Amauroascus), или из плотно переплетающихся и анастомозирующих гиф, часто с утолщенными стенками. На перидии часто образуются придатки различной длины и формы — простые, не отличающиеся от гиф, спирально закрученные у *миксотрихум* (Myxotrichum), *артродерма* (Arthroderma), гребневидные у *ктеномицес* (Ctenomyces) и ветвящиеся. Их форма — важный систематический признак, используемый при разграничении родов этого семейства.

У родов *биссохламис* (Byssochlamys) и *псевдоарахниотус* (Pseudoarachniotus) плодовых тел нет и сумки образуются группами или гроздьями на мицелии, напоминая голые сумки гемиаскомицетов. Однако, в отличие от последних, сумки гимноасковых всегда развиваются на аскогенных гифах.

Конидиальная стадия известна не у всех гимноасковых, хотя у многих представителей этого семейства она преобладает в цикле развития. Конидии обычно образуются по типу алевриоспор. Фиалоспоры в этом семействе встречаются редко. Иногда образуются артроспоры, бластоспоры и хламидоспоры.

Гимноасковые грибы — экологически разнообразная группа. Они обитают сапрофитно в почве, на растительных субстратах, на экскрементах животных. Среди гимноасковых широко распространена к е р а т и н о ф и л и я (Ctenomyces serratus, дерматофиты). Ряд представителей этой группы вызывает заболевания у человека и животных (дерматомикозы, гистоплазмоз).

Наиболее примитивные гимноасковые — грибы из родов биссохламис и псевдоарахниотус — еще не имеют плодового тела. Их шаровидные или овальные сумки образуют неправильную гроздь или пучок на мицелии (рис. 71). Эти роды различаются по характеру конидиального спороношения: у первого образуются фиалоспоры на конидиеносцах типа *пециломицес* (Paecilomyces); у второго — алевриоспоры или конидиальное спороношение отсутствует.

В роде биссохламис два вида. *Буро-желтый биссохламис* (Byssochlamys fulva) распространен во всем мире на большом числе разнообразных субстратов — на пищевых продуктах, особенно консервированных фруктах и соках, на различных изделиях и материалах, в почве. На естественных субстратах и в культуре этот гриб образует колонии от бледно-желтого до табачно-коричневого цвета, сначала с обильным конидиальным спороношением — фиалидами с цепочками конидий, расположенными на мицелии или конидиеносцах одиночно или мутовками. Позднее на мицелии образуются аскогоны — короткие завитки гифы, а из них вырастают аскогенные гифы, на которых развиваются грозди сумок с восемью бесцветными аскоспорами (см. рис. 71). Кроме того, в культуре образуются толстостенные хламидоспоры.

Буро-желтый биссохламис имеет экономическое значение как возбудитель биоповреждений различных видов органических материалов. Когда-то этот вид представлял серьезную проблему для консервной промышленности. Он широко распространен в садовых почвах и на гниющих фруктах. Вместе с плодами он попадает на консервные заводы и заражает готовые продукты, вызывая затем их порчу. Гриб очень устойчив ко многим внешним воздействиям, убивающим другие грибы и бактерии. Его аскоспоры сохраняют жизнеспособность при нагревании их в течение 30 *мин* до 84—87° С, а при консервировании часть их выживает даже при температуре 98° С. Он может развиваться в герметически закрытых консервных банках, так как не требует высокого содержания кислорода. В конидиальной стадии (Paecilomyces varioti) этот вид обнаружен также на бумаге, хлопковой

пряже, выделанной коже, разрушение которых он может вызывать.

Второй вид этого рода — *белоснежный биссохламис* (B. nivea) — распространен в почве, а также встречается на влажных ботанических препаратах, хранящихся в спирте. Грибы этого вида образуют снежно-белые колонии, с возрастом слегка желтеющие. На мицелии развиваются слабо ветвящиеся конидиеносцы с фиалидами, а затем группы шаровидных сумок, иногда, в отличие от желто-бурого биссохламиса, окруженных рыхло расположенными белыми вегетативными гифами (см. рис. 71).

Грибы рода биссохламис хорошо развиваются при повышенных температурах (30—37° С), образуя много сумок. При более низкой температуре (20—24° С) рост более слабый, образуется только конидиальное спороношение.

У грибов рода *псевдоарахниотус* (Pseudoarachniotus), встречающихся в почве и на экскрементах животных, конидиальное спороношение обычно отсутствует. Аскоспоры часто окрашенные — красные или оранжевые, лимонно-желтые.

Все остальные гимноасковые имеют клейстотеции с **перидием**. У видов из родов *арахниотус* (Arachniotus) и *амауроаскус* (Amauroascus) гифы перидия тонкостенные и напоминают гифы вегетативного мицелия. Перидий слабо развит и представляет очень рыхлое, паутинистое переплетение гиф. Эти роды различаются по окраске аскоспор: у первого они бесцветные или светлоокрашенные, у второго — коричневые или коричнево-фиолетовые. Кроме того, у видов арахниотус стенки сумок очень быстро разрушаются и аскоспоры выходят из клейстотеция через отверстия между гифами перидия.

Наиболее распространенные виды этих родов *белоснежный арахниотус* (Arachniotus candidus) с белыми шаровидными клейстотециями, часто встречающийся в Европе на экскрементах животных, на птичьих перьях, нередко его можно обнаружить в птичьих гнездах; *красный арахниотус* (A. ruber) с оранжевыми или красными клейстотециями около 0,5 *мм* в диаметре, копрофил; *бородавчатый амауроаскус* (Amauroascus verrucosus) с белыми, после созревания аскоспор темнеющими клейстотециями, обитающий на гниющей коже.

Для родов *гимноаскус* (Gymnoascus), *миксотрихум* (Myxotrichum), *артродерма* (Arthroderma), *наниццuя* (Nanizzia) и других характерен перидий из толстостенных гиф, хорошо отличающихся от гиф вегетативного мицелия, а также образование гифами перидия придатков различного строения.

На конском навозе, а также в почве очень часто встречается *гимноаскус Рисса* (Gymnoascus reessii), образующий белые паутинистые дерновинки, а на них — многочисленные шаровидные желтые, желто-бурые, а иногда оранжевые клейстотеции, часто сливающиеся в корочки. Перидий клейстотециев состоит из толстостенных, обильно ветвящихся под прямым углом, желтоватых или бурых гиф, с прямыми или изогнутыми в виде багра короткими придатками (рис. 72). Конидиальное спороношение отсутствует. Гимноаскус Рисса нередко развивается также на тканях и других материалах и вызывает их порчу.

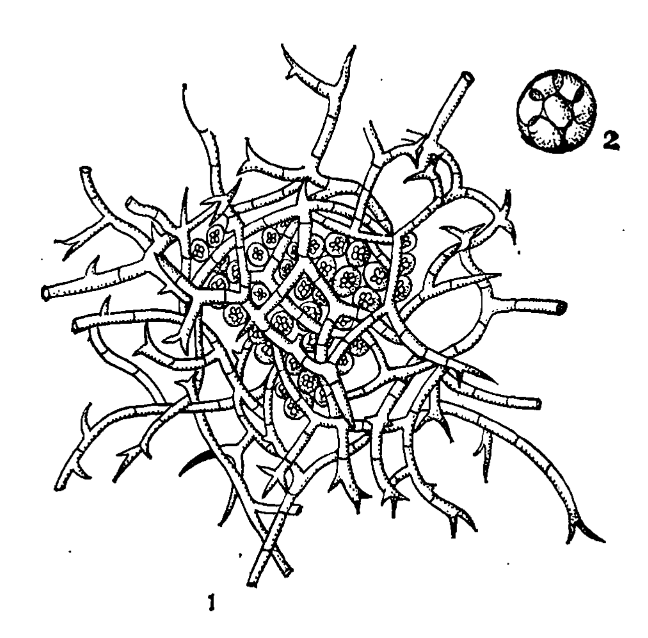


Рис. 72. Гимноаскус Рисса (Gymnoascus reessii):
1 — клейстотеций; *2* — сумка.

Род *миксотрихум* (Myxotrichum) отличается от предыдущего придатками двух типов — короткими шиповидными и длинными, часто спирально закрученными на концах (рис. 73), а также более темным перидием. Виды этого рода встречаются в почве, на экскрементах, различных растительных субстратах, а некоторые — на бумаге и других целлюлозосодержащих материалах (Myxotrichum chartarum).

Очень характерные придатки образуются на мелких оранжево-красных клейстотециях *пильчатого ктеномицеса* (Ctenomyces serratus), распространенного в Европе, Северной и Центральной Америке и Африке сапрофита на птичьих перьях. Эти придатки отходят от толстостенных гиф перидия, слегка изогнуты и состоят из 5—11 толстостенных клеток, каждая из которых образует длинный вырост. Все выросты придатка направлены в одну сторону, и он напоминает гребень (рис. 74).

К гимноасковым относится большая группа грибов-дерматофитов, обитающих на волосах, ногтях, коже, а иногда и в тканях и вызывающих дерматомикозы — заболевания челове-

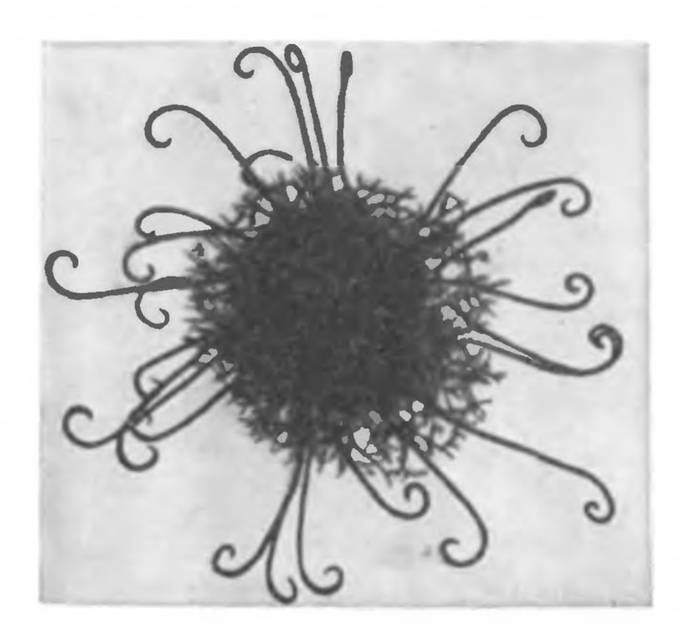


Рис. 73. Миксотрихум (Myxotrichum).

ка и многих животных (трихофитию, микроспорию, фавус и т. п.). Дерматофиты, обладая кератинолитическими ферментами и относительной устойчивостью к кожным выделениям животных, занимают своеобразную экологическую нишу, недоступную для большинства других микроорганизмов и относительно свободную поэтому от антагонистов. Кроме того, некоторые дерматофиты образуют антибиотики, например пенициллин у грибов *трихофитон* (Trichophyton). Антибиотики подавляют развитие сопутствующей микрофлоры.

Дерматофиты — одни из первых обнаруженных патогенных грибов. Начиная с середины прошлого века описано большое число их видов. Однако заболевания, вызываемые ими, были известны задолго до открытия их возбудителей. Например, фавус (парша) был известен уже в течение многих столетий. Длительное время дерматофиты относили к несовершенным грибам, так как у них были известны только бесполые стадии.

В естественных условиях дерматофиты образуют мицелий, распадающийся на артроспоры, а в культуре на питательных средах — обычно обильный и разнообразный рост (различные видоизменения мицелия, макроконидии и микроконидии типа алевриоспор). По характеру макроконидий конидиальные спороношения дерматофитов относят к трем родам: *микроспорум* (Microsporum) с толстостенными шероховатыми веретеновидными макроконидиями с перегородками, *трихофитон* (Trichophyton) с тонкостенными гладкими макроконидиями и *эпидермофитон* (Epidermophyton) с толстостенными гладкими макроконидиями (рис. 75—76). У двух первых родов образуются также микроконидии.

Предположение о связи дерматофитов с гимноасковыми было высказано еще в конце XIX в.

Эта гипотеза была подтверждена затем Л. Наницци, обнаружившим в 1927 г. на кератиновом субстрате в почве клейстотеции *гипсовидного микроспорума* (Microsporum gypseum). Нако-

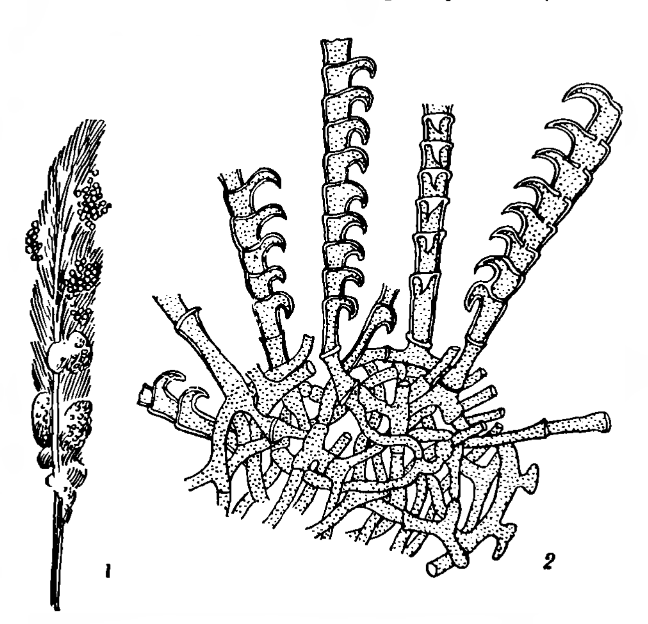


Рис. 74. Ктеномицес пильчатый (Ctenomyces serratus):
1 — клейстотеции на птичьих перьях; 2 — пильчатые придатки клейстотеция.

Рис. 75. Гипсовидный трихофитон (Trichophyton gypseum). Конидии.

нец, в 50-х годах, когда получил распространение метод приманок (волосы, перья), предложенный... Р. Ванбрейзегемом для изучения дерматофитов в почве, были получены сумчатые стадии нескольких видов микроспорумов и трихофитонов, относящиеся к родам *наниция* (Nanizzia) и *артродерма* (Arthroderma). Таким образом, были окончательно доказаны родственные связи дерматофитов с гимноасковыми.

Клейстотеции родов артродерма и наниция имеют много общих черт (рис. 77—78). Они шаровидные, 300—700 *мкм* в диаметре, белые, затем желтеющие. Их перидий состоит из обильно ветвящихся толстостенных бородавчатых или шиповатых гиф, клетки которых часто имеют перетяжки. Придатки — гладкие тонкостенные гифы (прямые, заостренные или в виде спирали с 3—50 витками). Клейстотеции содержат восьмиспоровые сумки с быстро разрушающейся оболочкой, образующиеся по способу крючка. Среди этих грибов встречаются гомоталличные и гетероталличные виды.

Для наниции характерно конидиальное спороношение типа микроспорум, а также заостренные придатки клейстотеция и клетки перидия с несколькими перетяжками. К этому роду относится сумчатая стадия гипсовидного микроспорума — *загнутая наниция* (Nanizzia incurvata). Конидиальные стадии рода артродерма — это трихофитон и некоторые другие. В перидии имеются многочисленные гантелевидные клетки. Кроме дерматофитов, к артродермам относятся также сапрофиты на растительных остатках, экскрементах, а также сапрофитные кератинофилы.

По степени специализации и приспособления к паразитизму различают несколько групп дерматофитов. Антропофильные дерматофиты вызывают заболевания только у человека. Инфекция передается только от человека к человеку. При попадании в почву грибы этой группы быстро гибнут. Зоофильные дерматофиты (Trichophyton gypseum, Microsporum lanosum и др.) могут вызывать заболевания как у человека, так и у животных, причем инфекция часто передается от домашних животных к человеку (например, M. lanosum, вызывающий микроспорию у кошек и собак). Эта группа дерматофитов часто дает вспышки эпидемического характера, а в некоторых местностях они вызывают до 80—90% всех дерматомикозов (А. Я. Малкина).

Гипсовидный трихофитон (Trichophyton gypseum рис. 79) поражает крупный рогатый скот, овец и других животных, от которых инфекция может передаваться и человеку. Зоофильные дерматофиты паразитируют не только на домашних, но и на диких животных, которые

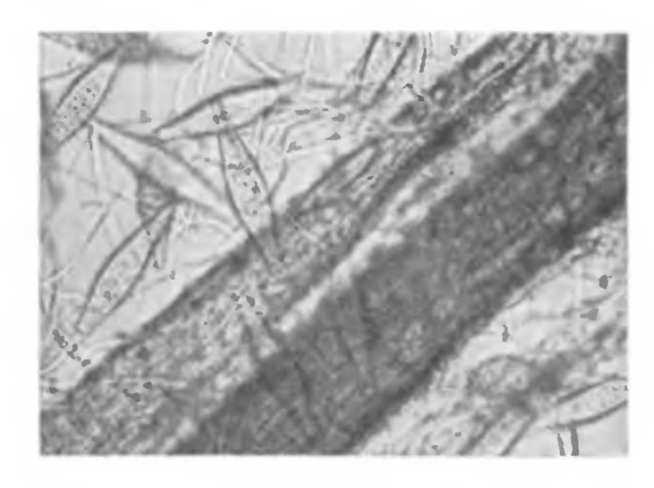


Рис. 76. Микроспорум шерстистый (Microsporum lanosum). Конидии.

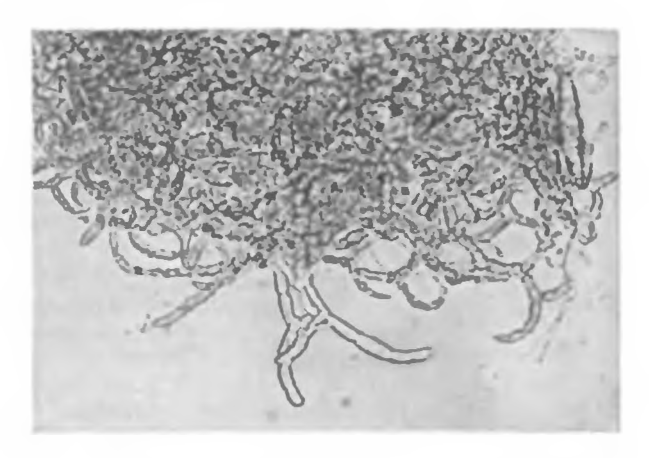


Рис. 77. Наниция загнутая (Nanizzia incurvata). Часть клейстотеция.

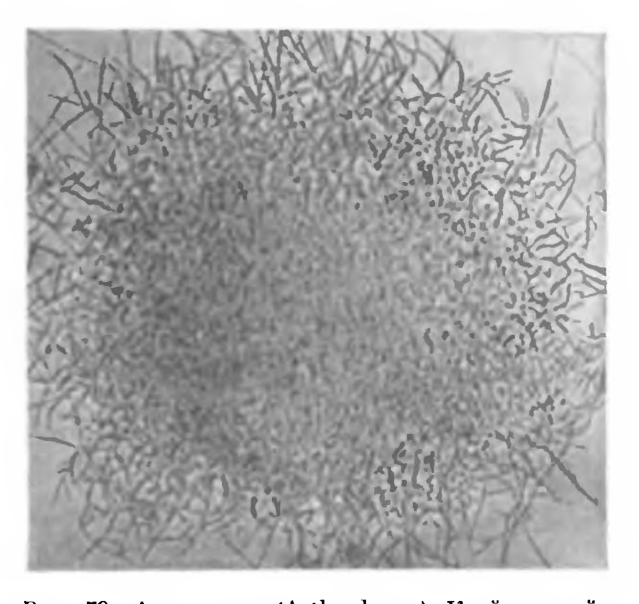


Рис. 78. Артродерма (Arthroderma). Клейстотеций.

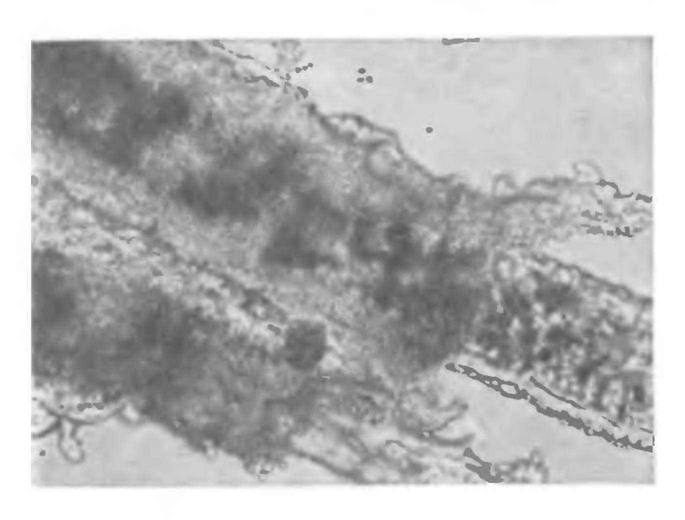


Рис. 79. Волос, пораженный гипсовидным трихофитоном (Trichophyton gypseum).

часто не болеют сами, а переносят инфекцию механически. Например, гипсовидный трихофитон был обнаружен у 2,25% обследованных мышей, полевок и землероек в Подмосковье (А. Я. Малкина), а в Великобритании до 20—50% обследованных полевок различных видов оказались носителями *персикоцветного трихофитона* (Trichophyton persicolor). Гипсовидный микроспорум часто выделяется из почвы и относится к группе геофильных дерматофитов. Наконец, существует группа почвенных кератинофильных грибов (M. cookei, M. ajelloi, Trichophyton terrestre и др.), близких к зоофильным дерматофитам. При искусственном заражении животных некоторые из них слабо патогенны.

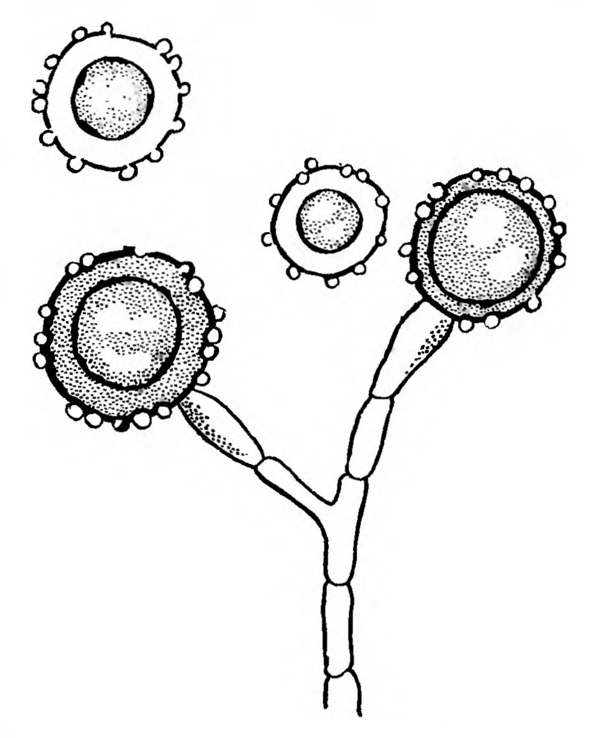


Рис. 80. Гистоплазма капсульная (Histoplasma capsulatum). Конидии.

Сумчатые стадии образуются у почвенных кератинофилов, геофильных и некоторых зоофильных дерматофитов. Антропофильные дерматофиты полностью их утратили.

Большинство дерматофитов — космополиты. Например, гипсовидный микроспорум распространен на всех континентах. Некоторые виды (Microsporum ferrugineum, Trichophyton concentricum) распространены преимущественно в более теплых районах земного шара, а в умеренной зоне дают лишь эндемические вспышки при ввозе.

Кроме дерматомикозов, гимноасковые могут вызывать и глубокие микозы. В 1972 г. был описан монотипный род *эммонсиелла* (Emmonsiella) с видом *капсульная эммонсиелла* (E. capsulata) — сумчатой стадией *капсульной гистоплазмы* (Histoplasma capsulatum), вызывающей у человека гистоплазмоз — тяжелое поражение ретикуло-эндотелиальной системы, часто со смертельным исходом. Это заболевание было обнаружено в начале нашего века в зоне Панамского канала, но его возбудитель был неправильно отнесен сначала к простейшим. Гистоплазмоз распространен преимущественно в странах с мягким климатом. Его локальные очаги известны в некоторых штатах США, странах Южной Америки, Азии, Африки и Европы.

Источником инфекции многие исследователи считают почву. Капсульная гистоплазма часто выделяется из почвы и воды эндемических районов, однако значительно чаще она встречается в экскрементах различных животных — скворцов, летучих мышей, кур и др. Известны случаи, когда гистоплазмозом заболевали группы спелеологов после посещения пещер, содержащих большое количество гуано летучих мышей.

Развитие капсульной гистоплазмы, как и многих других возбудителей глубоких микозов, происходит в два этапа. В организме человека она развивается в паразитической — дрожжеподобной фазе, образуя ее также на средах специального состава (например, с кровью) при +37 °С. На средах иного состава и при более низкой температуре развивается сапрофитная фаза гриба — мицелий с толстостенными одноклеточными алевриоспорами (рис. 80). Заражение вызывают конидии сапрофитной фазы.

Клейстотеции гриба белые, позднее буроватые, шаровидные, неправильно звездчатые, 80—250 *мкм* в диаметре. Перидий состоит из гиф двух типов — спирально скрученных и отходящих от них ветвящихся волнистых гиф.

СЕМЕЙСТВО ЭУРОЦИЕВЫЕ (EUROTIACEAE)

К семейству эуроциевых относятся плектомицеты с хорошо развитыми клейстотециями, перидий которых псевдопаренхиматический или имеет четко выраженную гифенную структуру.

За немногими исключениями, грибы из этого семейства — широко распространенные сапрофиты. Они обитают в почвах различных климатических областей, а также на разнообразных субстратах растительного, реже животного происхождения, на которых они образуют плесени. Некоторые эуроциевые — термофилы и развиваются на разнообразных саморазогревающихся субстратах (например, в компосте, влажном сене и др.) при температуре 30—60 °С. Отдельные виды вызывают заболевания теплокровных животных и растений.

Человек в своей деятельности часто встречается с грибами из этой группы. Это не только многочисленные и всем хорошо известные зеленые, голубые и черные плесени на разнообразных пищевых продуктах. Они развиваются также на различных промышленных изделиях и материалах. В благоприятных для развития условиях, особенно в тропиках, они могут за короткий срок вызывать разрушение тканей, кожи, различных синтетических материалов (например, электроизоляции), ускорять процессы коррозии металлов, повреждать приборы, оптику и многие другие изделия. С другой стороны, некоторые из эуроциевых и близких к ним несовершенных грибов из формальных родов *аспергилл* (Aspergillus) и *пеницилл* (Penicillium) широко используют в микробиологической промышленности как продуценты антибиотиков (пенициллины, цефалоспорин С и др.), ферментов и органических кислот, а также для приготовления некоторых пищевых продуктов — сыров (рокфор, камамбер) и соусов.

В распространении большинства эуроциевых большую роль играет конидиальная стадия. Нередко она преобладает в цикле развития, а клейстотеции образуются лишь спорадически. У большой группы грибов, связанных по происхождению с эуроциевыми, сумчатые стадии утрачены полностью и конидиальное спороношение — единственный способ размножения. К этой группе относятся такие широко распространенные почвенные грибы, как многие пенициллы и аспергиллы, а также некоторые виды из рода *акремониум* (Acremonium). Они принадлежат к классу дейтеромицетов, или несовершенных грибов (стр. 370).

Преобладающий у эуроциевых тип конидий — фиалоспоры. Они образуются на фиалидах в базипетальных цепочках, а иногда собираются в ложные головки. Фиалиды расположены поодиночке на недифференцированных гифах мицелия, например у рода *эмерицеллопсис* (Emericellopsis) в конидиальной стадии типа акремониум, но значительно чаще — на хорошо развитых конидиеносцах сложного строения (конидиальные стадии типа пеницилл и аспергилл, характерные для многих родов эуроциевых). Конидиеносцы обычно одиночные, однако у некоторых грибов из этого семейства они объединяются в коремии, например у *пенициллиопсис* (Penicilliopsis). В 1955 г. был описан род эуроциевых с конидиями, развивающимися в пикнидах,— *пикнидиофора* (Pycnidiophora).

Образованию клейстотециев предшествует дикарионтизация, которая может происходить у эуроциевых несколькими путями. У одних представителей этого семейства наблюдается типичный для высших аскомицетов половой процесс (например, у Monascus purpureus). Однако у многих эуроциевых происходит его морфологическая редукция. У *ползучего эуроциума* (Eurotium repens) и *желтого таларомицеса* (Talaromyces flavus) антеридии образуются, но не функционируют, а у *неосартории Фишера* (Neosartorya fischeri) они вообще отсутствуют. В этих случаях в дикарионы объединяются ядра самого аскогона. Наконец, *у лежачей эмерицеллы* (Emericella nidulans) и ряда других видов гаметангии не образуются и дикарионтизация происходит соматогамно, в результате слияния двух обычных клеток вегетативного мицелия.

Клейстотеции эуроциевых обычно достигают 100—500 *мкм* в диаметре и заметны невооруженным глазом в виде маленьких шариков. Часто они ярко окрашены (желтые, оранжевые), но могут также быть белыми, светлоокрашенными или темными. У большинства видов этого семейства они образуются на мицелии на поверхности субстрата, но у некоторых его представителей имеются небольшие стромы, часто по твердости напоминающие склероции, и клейстотеции развиваются внутри них, например у рода *петромицес* (Petromyces). Перидий клестотециев образуется обычно из переплетающихся гиф, но у некоторых видов (Pseudoeurotium multisporum и др.) он имеет тканевое строение, развиваясь в результате многократного деления одной или нескольких клеток гифы.

Аскоспоры эуроциевых всегда одноклеточные, бесцветные или разнообразно окрашенные (у эмерицеллы — фиолетовые, красные, пурпурные, у эмерицеллопсиса — коричневые), овальные или линзовидные, часто с разнообразной орнаментацией — шероховатые, с экваториальной бороздкой, ребрами, крыловидными выростами.

Большую группу эуроциевых составляют грибы, конидиальные стадии которых относятся к формальным родам несовершенных грибов

(стр. 383): *пеницилл* (Penicillium) и *аспергилл* (Aspergillus). Эти два рода объединяют многочисленные виды грибов, широко распространенных в почвах всего земного шара от Арктики до тропиков, а также на различных субстратах растительного происхождения. У многих из них известны только конидиальные стадии, такие виды отнесены к несовершенным грибам и описаны в соответствующем разделе.

Однако у некоторых пенициллов и аспергиллов, по традиции также относимых к несовершенным грибам, известны сумчатые стадии, принадлежащие к различным родам эуроциевых.

Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, основным наименованием плеоморфных грибов является наименование их совершенной стадии. Поэтому мы рассматриваем эти грибы в настоящем разделе.

Для формального рода аспергилл характерны простые конидиеносцы, на вершине вздутые в виде пузыря различной формы. На нем располагаются фиалиды, образующие цепочки одноклеточных конидий (стр. 387). У некоторых аспергиллов фиалиды располагаются не на самом пузыре, а на образующихся на нем профиалидах (рис. 231, стр. 383). Подробное описание конидиального аппарата у этого рода приведено в разделе о дейтеромицетах (стр. 387). Конидиальные стадии этого типа известны у девяти родов эуроциевых. Интересно отметить, что виды одного рода обычно имеют конидиальные стадии, относящиеся к одной или близким группам рода аспергилл.

Наиболее обширный род этой группы — *эуроциум* (Eurotium) — включает 18 видов. Его представители часто встречаются в природе на разнообразных медленно разлагающихся растительных субстратах. Они образуют зеленые, желтоватые или красно-желтые плесени, в зависимости от условий среды (температуры, влажности) и, соответственно, преимущественного развития конидиальной или сумчатой стадии (табл. 16). Клейстотеции грибов этого рода обычно шаровидные, очень мелкие (50—175 *мкм* в диаметре), желтые, с однослойным перидием, покрыты рыхлой сетью гиф с желтоватыми или красноватыми гранулами. Оболочки сумок разрушаются очень рано, и зрелые клейстотеции содержат массу бесцветных или желтоватых линзовидных аскоспор с экваториальной бороздкой. Конидиальные стадии относятся к группе Aspergillus glaucus.

Первый крупный вид этого рода — *гербарный эуроциум* (Eurotium herbariorum) — был обнаружен Г. Ф. Линком в 1809 г. на сухом гербарном образце. Его связь с конидиальной стадией из рода Aspergillus — *сизым аспергиллом* (A. glaucus) — была доказана значительно позднее, в 1854 г., А. де Бари.

В почве эуроциумы встречаются в небольшом количестве. Обычный субстрат многих видов из этого рода — хранящиеся растительные продукты. Многие из его представителей — ксерофиты, развивающиеся в условиях пониженной влажности, неблагоприятных для роста других грибов. *Ползучий эуроциум* (Eurotium repens), например, вызывает плесневение зерна и многих других продуктов при влажности 13—15%. В результате его развития освобождается вода и на зерне начинают расти другие плесневые грибы. Ползучий эуроциум очень быстро распространяется в хранилищах, так как обитающие там долгоносики и клещи, охотно питаясь его гифами и спорами, разносят их по всем помещениям.

Большое значение имеют эуроциумы и как возбудители биоповреждений различных промышленных изделий и материалов. Развиваясь при минимальных влажности и питании, они вызывают разложение текстиля, целлофана, резины, пластмасс (E. repens, E. amstelodami). Грибы этого рода (например, E. tonophilum) встречаются даже на стеклах оптических приборов, вызывая их порчу. Они ускоряют также процессы коррозии металлов, вероятно, вследствие образования большого количества органических кислот.

Эуроциумы обычно осмофильны и могут развиваться на средах с высоким осмотическим давлением, например с повышенным содержанием сахара (20% и более). Ползучий эуроциум часто встречается на заплесневелых джемах и вареньях, где образует обильные конидии и клейстотеции. *Галофильный эуроциум* (E. halophilicum) плохо растет на средах с низким осмотическим давлением. Для его нормального развития необходимо высокое содержание в среде сахара (более 20—40%) или эквивалентной молярной концентрации хлористого натрия. E. tonophilum хорошо растет и образует клейстотеции на средах с еще большим осмотическим давлением, содержащих до 60% сахара.

Второй крупный род эуроциевых с конидиальной стадией Aspergillus — *эмерицелла* (Emericella) — объединяет 13 видов. Они имеют шаровидные, довольно крупные клейстотеции (300—400 *мкм* в диаметре), обычно ярко-желтые, окруженные массой крупных толстостенных клеток. Встречаются в почвах различных районов земного шара, довольно часты на различных растительных материалах.

Один из наиболее распространенных видов — *лежачая эмерицелла* (Emericella nidulans, конидиальная стадия A. nidulans) образует широко растущие колонии, окраска которых варьирует от зеленой до ярко-желтой, в зависимости от степени развития конидий и клейстотециев. Клейстотеции желтые, хорошо видны невоору-

женным глазом. Лежачая эмерицелла обычно встречается на различных растительных субстратах, в почвах умеренной зоны и субтропиков, иногда развивается в дыхательных путях теплокровных животных. В генетике грибов этот вид занимает второе место после видов рода *нейроспора* (Neurospora).

Другие грибы рода эмерицелла встречаются преимущественно в почвах более теплых и сухих районов: *эмерицелла мелкоморщинистая* (E. rugulosa), *четырехлинейная* (E. quadrilineata) или в тропических лесных почвах — *эмерицелла гетероталличная* (E. heterothallica).

Для грибов рода *неосартория* (Neosartorya) характерны шаровидные, обычно белые клейстотеции, в зрелости окруженные рыхлой сетью стерильных гиф, придающих им вид маленьких ватных шариков (табл. 16). Их перидий состоит из слоя псевдопаренхимы, толщиной в несколько клеток. Аскоспоры бесцветные, с экваториальными гребнями. Конидиальные стадии — из группы Aspergillus fumigatus. Наиболее распространенный вид этого рода — *неосартория Фишера* (N. fischeri) — обитает в почве и на различных органических субстратах. При температуре ниже +25 °С он образует желтовато-белые колонии с обильными белыми клейстотециями (150—200 *мкм* в диаметре). Если те же культуры этого гриба выращивать при повышенных температурах (30—37 °С), они образуют преимущественно конидии, придающие колониям голубовато-зеленую окраску. Клейстотеции в этих условиях не образуются или бывают немногочисленны (табл. 16).

В отличие от перечисленных родов для грибов монотипного рода *петромицес* (Petromyces) характерны клейстотеции, образующиеся не на мицелии, а в твердых стромах, напоминающих склероции. Единственный вид этого рода — *чесночный петромицес* (P. alliaceus), его конидиальная стадия — A. alliaceus. Гриб обнаружен в почвах Европы, Азии, Америки и Австралии. Он встречается также на поврежденных луковицах чеснока, лука и других растений. В культуре гриб образует быстро растущие колонии с многочисленными склероциеподобными стромами, расположенными концентрическими зонами. Стромы обычно эллиптические, 1—3 *мм* длиной, из толстостенных клеток. Их окраска варьирует от серебристо-серой до черной (табл. 16). Клейстотеции образуются внутри этих стром по 1—8 в каждой, в зависимости от ее размера. Их созревание происходит очень медленно, в зрелости они заполняют весь склероций. Тонкая собственная оболочка клейстотециев быстро разрушается, и строма выглядит как один клейстотеций с толстой оболочкой (до 200 *мкм* толщиной). У грибов другого строматического рода — *склероклейста* (Sclerocleista) — каждая строма содержит лишь один клейстотеций.

Виды формального рода пеницилл, к которому относятся конидиальные стадии трех родов эуроциевых — *эупенициллиум* (Eupenicillium), *таларомицес* (Talaromyces) и *хамигера* (Hamigera),— образуют конидиеносцы, имеющие вид кисточки (рис. 231). Их строение разнообразно: кисточки состоят из одной мутовки фиалид на конидиеносце или они двухъярусные и состоят из метул и расположенных на них фиалид, наконец, конидиеносец может ветвиться, обычно несимметрично (стр. 383). Сумчатые стадии известны у немногих видов этого формального рода.

У видов рода эупенициллиум клейстотеции шаровидные или неправильной формы, развиваются из псевдопаренхиматических, иногда очень твердых и напоминающих склероции стром. Созревание клейстотеция идет от центра стромы, а его бесцветный или окрашенный перидий состоит из толстостенных клеток стромы. Сумки образуются на боковых веточках аскогенных гиф, одиночно или цепочками. Аскоспоры обычно линзовидные, бесцветные, желтоватые или бледно-коричневые, часто с экваториальным гребнем или бороздкой (табл. 15). В этом роде сейчас насчитывается более 30 видов, обитающих в почве, но часто встречающихся на различных растительных субстратах. У одного из наиболее распространенных видов этого рода — *эупенициллиума Брефельда* (E. brefeldianum, конидиальная стадия — P. brefeldianum) — клейстотеции обычно развиваются из параплектенхиматических, иногда слабосклероциальных стром. Они кремовые или песочного цвета, 100—200 *мкм* в диаметре. Их созревание происходит за 10—14 дней. Этот вид обитает преимущественно в южных почвах (Центральная Америка, Африка), но встречается также в почвах умеренной зоны.

У других видов рода эупенициллиум, например у *мелкого эупенициллиума* (E. parvum, конидиальная стадия — P. parvum), развитие клейстотециев длится не менее 20—30 дней, а у *корковидного* (E. crustaceum, конидиальная стадия — P. kewense) и *эупенициллиума Шира* (E. shearii, конидиальная стадия — P. shearii) склероциевидные клейстотеции созревают за 4—6 недель, а иногда вообще не образуют сумок.

Пеницилл Тома (Penicillium thomii) — гриб, часто встречающийся в лесных почвах, а также на древесине и других растительных субстратах. Он образует розовые склероции, очень похожие по форме и консистенции на молодые клейстотеции эупенициллиумов мелкого, Шира и корковидного. Однако они никогда не содержат сумок и представляют, вероятно, рудиментарные клейстотеции. Это подтверждается и тем,

что у эупенициллов иногда клейстотеции недоразвиваются и не образуют сумок.

Род таларомицес объединяет 13 видов с мелкими шаровидными или неправильными клейстотециями с неограниченным ростом. Яркие желтые или оранжево-желтые клейстотеции образуются в изобилии и придают характерную желтую окраску колониям грибов из этого рода (табл. 16). Их перидий развит в разной степени, от очень тонкого, просвечивающего (T. flavus, T. wortmannii) до плотного (T. thermophilus). Сумки образуются цепочками из клеток аскогенных гиф, их оболочки быстро разрушаются.

Виды этого рода обитают в почве и на разнообразных органических материалах. *Желтый таларомицес* (T. flavus, конидиальная стадия — P. vermiculatum) и *т. Вортмана* (T. wortmannii, конидиальная стадия — P. wortmannii) — космополиты, широко распространенные в почве и часто вызывающие биоповреждения различного оборудования и материалов, особенно в тропиках и субтропиках.

Интересны термофильные виды рода таларомицес — *термофильный* (T. thermophilus, конидиальная стадия — P. dupontii) и *Эмерсона* (T. emersonii, конидиальная стадия — P. emersonii). Они развиваются в почве, компосте, саморазогревающемся влажном сене и других субстратах в границах температуры 25—60 °С. При 45 °С они быстро растут и образуют обильное конидиальное спороношение. У первого из них клейстотеции развиваются только в частично анаэробных условиях, на стерильном зерне. Они шаровидные, около 1 *мм* в диаметре, серые или коричневатые. Клейстотеции таларомицеса Эмерсона типичного для этого рода желтого или оранжевого цвета, более мелкие (50—300 *мкм* в диаметре), обычно сливаются и образуют слой или корочку на поверхности среды. Их развитие происходит в температурных границах 35—50 °С, в аэробных условиях.

К термофильным грибам относится также *оранжевый термоаскус* (Thermoascus aurantiacus), образующий быстро растущие кремово-белые колонии, на которых сначала развивается конидиальное спороношение типа *пециломицес* (Paecilomyces), которое быстро сменяется сумчатым — ярко-оранжевыми или кирпично-красными клейстотециями неправильной формы. Этот вид часто развивается на саморазогревающихся субстратах. Он хорошо переносит анаэробные условия в течение нескольких дней.

Род *эмерицеллопсис* (Emericellopsis) объединяет почвенные грибы с маленькими шаровидными клейстотециями, одетыми тонким, просвечивающим перидием из двух или более слоев клеток и характерными коричневыми аскоспорами с крыловидными придатками. При росте на питательных средах виды этого рода образуют медленно растущие колонии, на свету приобретающие розовую или оранжевую окраску вследствие образования пигментов из группы каротиноидов. Сначала развивается конидиальное спороношение типа акремониум,— одиночные фиалиды с фиалоспорами, соединенными слизью в ложные головки. Клейстотеции образуются на поверхности среды, на гифах воздушного мицелия, или погружены в среду. Их размеры от 15 до 400 *мкм*, самые мелкие содержат только по 1—2 сумки. Аскоспоры овальные, коричневые, с крыловидными гребнями различной формы и размера, часто проходящими по всей споре, от полюса до полюса. После массового образования клейстотециев колонии темнеют, так как коричневые аскоспоры просвечивают через тонкий перидий (табл. 16).

Представители рода эмерицеллопсис встречаются в различных типах почв в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. Их можно обнаружить как в окультуренных, так и неокультуренных почвах, например лесных. Они часто обитают в сильно увлажненных почвах — в мангровых болотах, торфяниках, в иле (например E. minima, E. glabra).

Некоторые виды этого рода (E. glabra, E. terricola) — активные продуценты антибиотика цефалоспорина С, близкого по структуре и свойствам к пенициллинам, но менее активного, чем последний. На основе этого антибиотика в последние годы были получены полусинтетические производные, которые не только превосходят по активности исходный препарат, но и действуют на те группы организмов, которые устойчивы к действию пенициллина,— грамотрицательные бактерии и устойчивые к пенициллину стафилококки. Полусинтетические цефалоспорины — цефалотин и цефалоридин — выпускаются промышленностью и используются в медицинской практике.

Виды из рода *монаскус* (Monascus), вызывающие плесневение различных растительных продуктов, образуют колонии с характерной красной или пурпурной окраской, обусловленной присутствием пигмента монасцина. На концах гиф мицелия у грибов из этого рода образуются шаровидные клейстотеции с перидием из рыхло переплетающихся гиф. Стенки сумок быстро разрушаются, и зрелый клейстотеций содержит массу свободных аскоспор. Наиболее известный вид — *красный монаскус* (M. ruber) — встречается на гнилых яблоках и других растительных субстратах. Другой вид этого рода — *пурпурный монаскус* (M. purpureus) — используется в Юго-Восточной Азии для получения окрашенного риса. Гриб выращивают на рисе, из которого затем готовят порошок и используют его для приготовления соусов. В благо-

приятных для роста условиях этот гриб вызывает плесневение каучука.

Некоторые тропические эуроциевые образуют хорошо дифференцированные стромы, на которых образуются довольно крупные клейстотеции. Так, у рода *батистия* (Batistia) клейстотеции образуются на псевдопаренхиматических ножках и достигают 3—4 *мм* в диаметре. У грибов рода пенициллиопсис стромы шаровидные или неправильно лопастные, 2—7 *мм* в диаметре, одиночные или собранные гроздьями, на коротких ножках. Представители этого рода встречаются на плодах и семенах различных растений в тропической Африке, Юго-Восточной Азии, Бразилии.

СЕМЕЙСТВО ЭЛАФОМИЦЕТОВЫЕ (ELAPHOMYCETACEAE)

Грибы этого семейства образуют крупные подземные клейстотеции с толстым прочным перидием. Шаровидные или грушевидные 8-споровые сумки расположены в них в беспорядке, обычно группами, разделенными стерильными «жилками». После созревания сумок их оболочка разрушается и аскоспоры заполняют клейстотеций в виде порошка.

Элафомицетовые вследствие сходства условий обитания имеют конвергентное сходство с трюфелевыми, поэтому некоторые микологи переносят их в этот порядок (стр. 201). Однако по развитию плодовые тела элафомицетовых отличаются от подземных апотециев трюфелевых, представляя типичные клейстотеции.

Центральный род семейства — *элафомицес* (Elaphomyces) — объединяет около 25 видов, распространенных в Европе, Азии, Северной Америке и Австралии. Для многих из них установлено образование микоризы с различными деревьями. Клейстотеции элафомицетов образуются в почве на глубине нескольких сантиметров, шаровидные или клубневидные, 1—5 *см* в диаметре. В зрелости они содержат порошок аскоспор, обычно темного цвета. Перидий их плотный, с гладкой или бугорчатой поверхностью, сверху часто покрыт коркой, состоящей из гиф (рис. 81). Иногда в нее вплетаются концы корней деревьев, окружающих клейстотеции. У некоторых видов корка легко снимается.

Связь элафомицетов с корнями деревьев была обнаружена еще К. Виттадини в 1831 г., однако позднее ее объясняли паразитизмом этих грибов на корнях (Л. Тюлянь, Ш. Тюлянь, Э. Будье). Лишь в 1882 г. Г. Гибелли доказал, что они образуют микоризу.

Распространение видов рода элафомицес изучено слабо, так как их плодовые тела образуются в почве и их трудно обнаружить. При их поиске хороший ориентир представляют стромы грибов рода *кордицепс* (Cordyceps), паразитирующих на клейстотециях элафомицетов (стр. 174). Они поднимаются над поверхностью почвы, и их легко заметить. Часто можно также найти клейстотеции элафомицетов, раскопанные оленями, кабанами и другими животными. Плодовые тела этих грибов имеют очень острый запах, олени легко их находят и охотно поедают. Эти грибы в ряде стран Европы и Америки даже получили название «олений трюфель». Для человека они несъедобны.

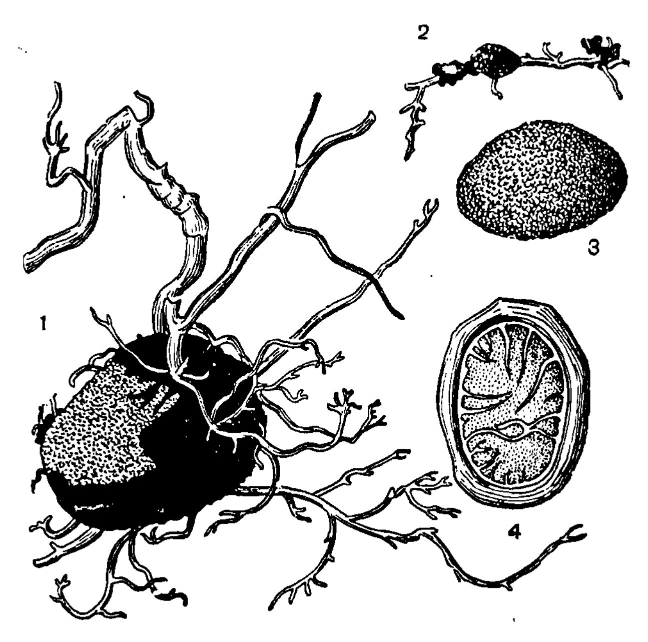


Рис. 81. Элафомицес зернистый (Elaphomyces granulatus):

1, 2 — клейстотеций среди корней дерева; 3 — внешний вид клейстотеция; 4 — разрез клейстотеция.

Наиболее распространенный вид — *олений трюфель*, или *зернистый элафомицес* (Elaphomyces granulatus),— часто встречается осенью в хвойных лесах, особенно на песчаной почве. Его клейстотеции шаровидные, желто-коричневые, размером 1—4 *см*, с мелко бородавчатой поверхностью (рис. 81). Мицелий гриба, характерного желтого цвета, оплетает корни деревьев. Он образует микоризу с хвойными (сосна, ель) и некоторыми лиственными деревьями.

В горных лесах грибы этого вида и *сетчатого элафомицеса* (E. reticulatus) встречаются на высоте до 2700—2800 *м* над уровнем моря.

Пестрый элафомицес (E. variegatus) имеет желтовато-серые или черновато-бурые клейстотеции с более бугорчатой поверхностью, чем предыдущий. Он образует микоризу с буком, дубом и хвойными. Реже встречается *угольно-черный элафомицес* (E. anthracinus) с черным

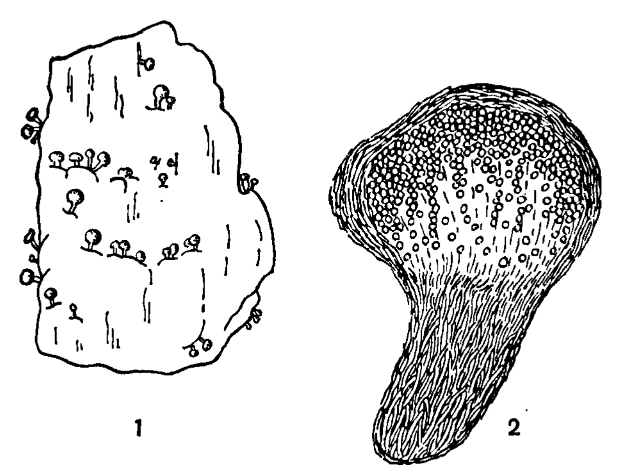


Рис. 82. Онигена лошадиная (Onygena equina):
1 — клейстотеции на субстрате; *2* — разрез клейстотеция.

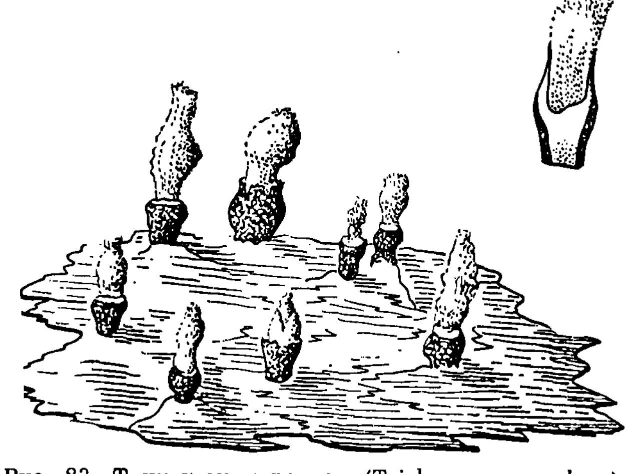


Рис. 83. Трихокома странная (Trichocoma paradoxa).

перидием, образующий микоризу с березой и буком. Он распространен в Центральной Европе и некоторых районах Северной Америки.

ПОРЯДОК ОНИГЕНОВЫЕ (ONYGENALES)

Эта малоизученная группа плектомицетов объединяет грибы с клейтотециями на стромоподобных ножках, в зрелости содержащими порошок аскоспор. Все онигеновые — сапрофиты, обитающие на остатках животного происхождения, содержащих кератин, например *онигена* (Onygena), или на древесине — *трихокома* (Trichocoma) и *дендросфера* (Dendrosphaera).

У широко распространенных кератинофильных грибов рода онигена клейстотеции достигают 1—5 *мм* в диаметре и образуются на строматических ножках длиной до 1 *см* (рис. 82). Космополитный вид *лошадиная онигена* (O. equina) часто встречается на рогах и копытах, образуя массу клейстотециев (рис. 82). В зрелых клейстотециях гриба находится хорошо развитый гигроскопичный капиллиций, разрыхляющий споровую массу. *Птичья онигена* (O. corvina) обитает на птичьих перьях.

Зрелые клейстотеции *странной трихокомы* (Trichocoma paradoxa) достигают высоты нескольких миллиметров и имеют вид чашечек, из которых выступает масса гиф с порошком аскоспор (рис. 83). Молодые клейстотеции этого гриба одеты перидием, но к моменту созревания аскоспор он разрушается на вершине. Клейстотеции у этого вида функционируют в течение длительного периода, что необычно для этого типа плодовых тел. У их основания образуются новые сумки и гифы капиллиция, так что в одном клейстотеции можно найти одновременно аскогенные гифы с молодыми сумками и зрелые освободившиеся аскоспоры. Гриб образует конидиальное спороношение — кисточки типа Penicillium, собранные в компактные спородохии (подушечки конидиеносцев) размером 2—7 *мм*.

Странная трихокома обитает на древесине в тропиках Америки и Азии, заходя на север до штата Южная Каролина (США) и до Японии.

Наиболее сложное строение имеют стромы у другого тропического рода онигеновых — *дендросферы* (Dendrosphaera), единственный вид которого — *дендросфера Эберхардта* (D. eberhardtii) — встречается на древесине в Юго-Восточной Азии. Стромы этого гриба очень крупные, до 25 *см* высоты, состоят из длинной стерильной ножки, на вершине ветвятся и образуют бокаловидные клейстотеции. Каждый из них состоит из перидия и внутренней ткани (глебы), разделенной на камеры. После разрушения оболочек сумок перидий клейстотециев разрывается и открывает порошок аскоспор.

ПОРЯДОК МИКРОАСКОВЫЕ (MICROASCALES)

К небольшому порядку микроасковых относят грибы с темноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные прототуникатные сумки. Перитеции образуются на поверхности субстрата или частично в него погружены. Они мелкие, шаровидные или грушевидные, часто с длинным хоботком, в несколько раз превышающим по длине диаметр перитеция (Ceratocystis). В устье перитециев расположены перифизы, а парафизы отсутствуют. Оболочки сумок быстро лизируются, и зрелые перитеции содержат массу аскоспор,

погруженных в слизь. При ее набухании аскоспоры вместе со слизью выходят из перитеция в виде слизистых капелек (Ceratocystis) или длинных слизистых шнуров (Microascus, рис. 85). Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные.

Как и у эуроциевых, у микроасковых хорошо прослеживается морфологическая редукция полового процесса — переход от типичной гаметангиогамии до автогамии. У некоторых видов микроасковых, например у *букового цератоцистиса* (Ceratocystis fagacearum), впервые у аскомицетов наблюдается сперматизация. Сумки развиваются на аскогенных гифах по способу крючка (Microascus и Ceratocystis ulmi) или из голых, лишенных клеточных стенок аскогенных клеток (C. fagacearum).

У многих микроасковых в цикле развития преобладает конидиальное спороношение.

Микроасковые — сапрофиты на разнообразных растительных субстратах или паразиты высших растений, преимущественно деревьев. Некоторые из них вызывают серьезные болезни растений, приносящие большой ущерб сельскому и лесному хозяйству (голландская болезнь вязов, вилт дуба, гнили различных растений). Ряд видов микроасковых вызывает синеву древесины.

Род *цератоцистис* (Ceratocystis) из семейства *офиостомовых* (Ophiostomataceae) объединяет более 40 видов, распространенных как в умеренной зоне, так и в тропиках. Для грибов этого рода характерны перитеции с длинным хоботком, расположенные одиночно или группами на поверхности субстрата или погруженные в него основаниями. Их окраска варьирует от светло-коричневой до черной, хоботок обычно более темный. Диаметр перитециев 80—600 *мкм*, а длина хоботка — 150—9000 *мкм*.

Большое число видов этого рода паразитирует на растениях, чаще на деревьях (C. ulmi, C. fagacearum), лишь немногие виды встречаются на травянистых растениях.

К этому роду относятся такие экономически важные виды, как *цератоцистис вязовой* (C. ulmi) — возбудитель голландской болезни вяза; *буковый* (C. fagacearum), вызывающий вилт (увядание) дуба; *бахромчатый* (C. fimbriata) — возбудитель черной гнили батата и болезней многих других растений (рис. 84). Большое значение имеют некоторые сапрофиты или слабые паразиты из этого рода, вызывающие синеву древесины (C. pilifera, C. piceae и др.).

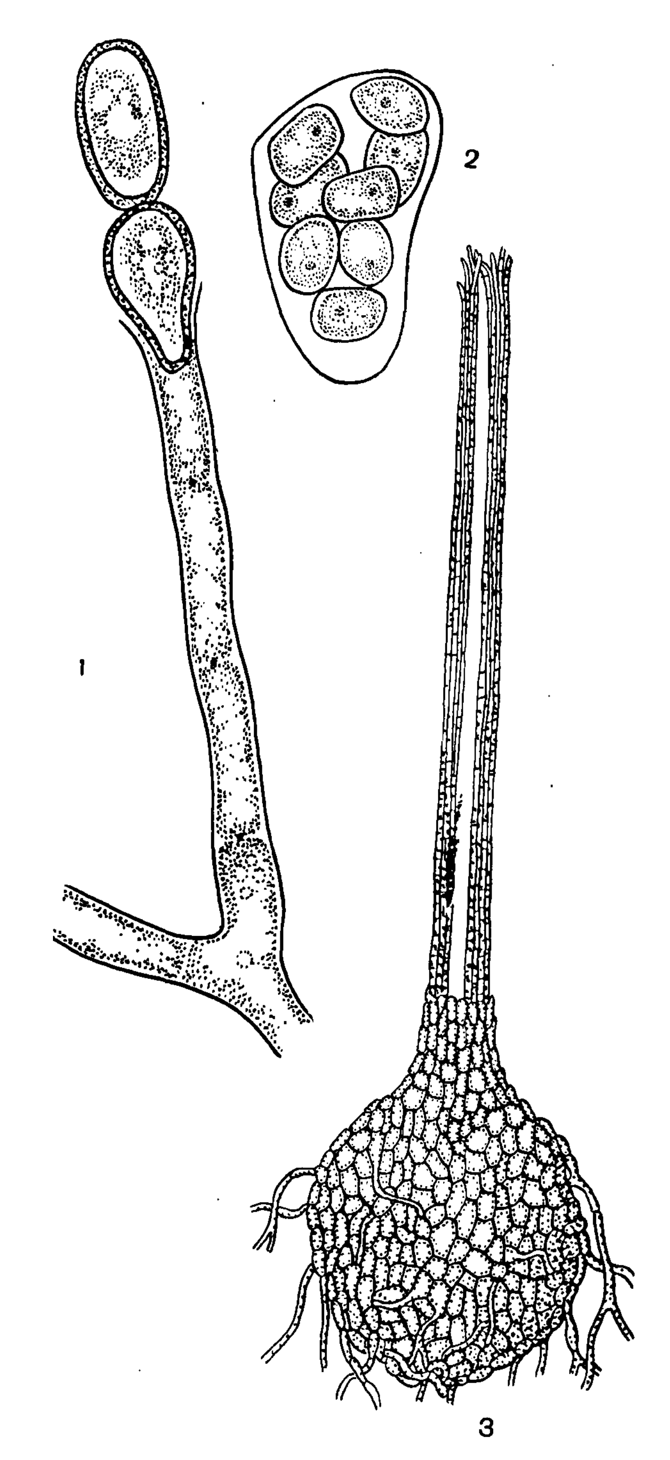


Рис. 84. Цератоцистис бахромчатый (Ceratocystis fimbriata):

1 — конидиальное спороношение; 2 — сумка; 3 — перитеций.

Вязовый цератоцистис — один из наиболее известных и важных в хозяйственном отношении представителей рода. Он вызывает так называемую голландскую болезнь вяза, распространенную в Европе и Северной Америке (карта 3) и приносящую большой ущерб лесам, парковым и защитным насаждениям. Болезнь начинается с внезапного пожелтения, увядания листьев и усыхания концов ветвей. При острой форме заболевания дерево усыхает в течение вегетационного сезона, а иногда даже

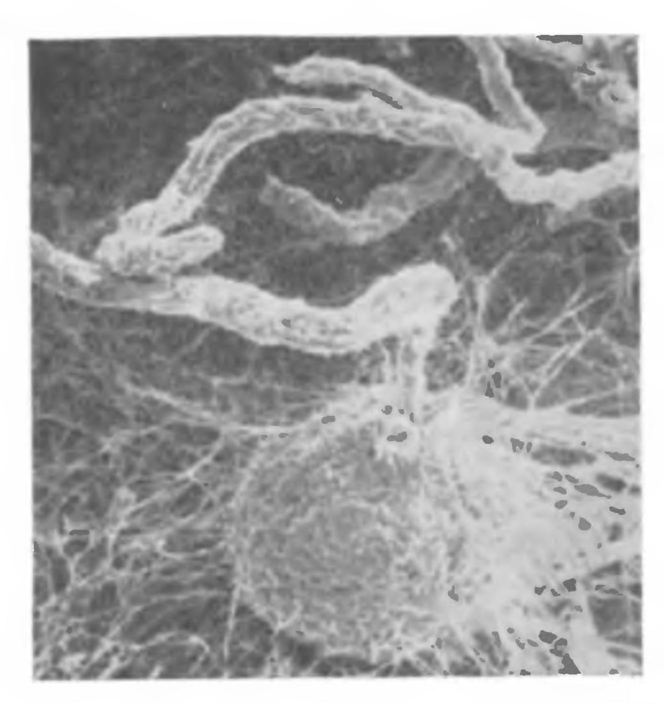
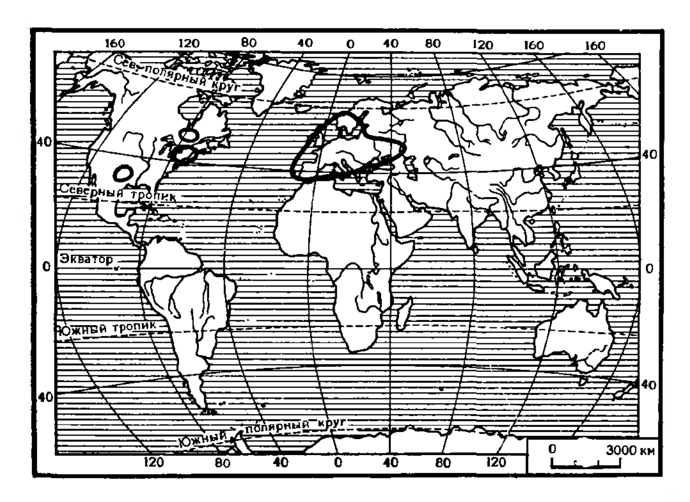


Рис. 85. Микроаскус (Microascus). Перитеций с выходящим из него шнуром аскоспор.

за несколько дней. При хронической болезни листья преждевременно желтеют и частично опадают и пораженные ветви хорошо выделяются на зеленом фоне кроны. Этот характерный симптом голландской болезни получил название «желтого флага». На срезах пораженных ветвей хорошо заметно потемнение сосудов, иногда локализованное, но часто захватывающее всю окружность среза.

Голландская болезнь вяза впервые появилась в 1917—1919 гг. в Голландии, а в 1919—1929 гг. она уже распространилась по Европе,



Карта 3. Ареал возбудителя голландской болезни вязов.

достигнув в 1936 г. западных районов нашей страны. В 1930—1933 гг. она была завезена через порты Атлантики и Мексиканского залива в США и распространилась там в популяциях американского вяза. В 1940 г. она была обнаружена в Канаде. На Американский континент возбудитель был завезен с вязовыми бревнами, пораженными жуками-короедами, переносящими инфекцию.

В Голландии, где в насаждениях преобладает один клон вязов (Ulmus hollandica v. belgica), некоторые города потеряли до 70% вязовых насаждений. В США потери в насаждениях американского вяза составляли в отдельных районах северо-восточных штатов до 15% в год, а в 1968—1969 гг. в некоторых штатах наблюдалась массовая гибель ильмовых.

К голландской болезни восприимчивы многие ильмовые — некоторые клоны голландского вяза, американский вяз, берест, обыкновенный вяз и др. Хотя полностью иммунные к этой болезни виды вязов не найдены, некоторые из них относительно устойчивы к ней, как, например, перистоветвистый вяз.

В конце апреля — начале мая под отставшей корой больных деревьев в массе развивается конидиальное спороношение гриба — черные коремии типа графиум (Graphium) (рис. 228). Их можно найти также в ходах жуков-короедов и на порубочных остатках — пнях, кучах опилок, торцах бревен, которые служат одним из источников инфекции. Это совпадает с весенним лётом и дополнительным питанием ильмовых заболонников — основных переносчиков возбудителя. Жуки заносят споры гриба в свои ходы, вызывая заражение дерева. Некоторые листогрызущие насекомые (ильмовый листоед, ильмовый слоник и др.) также могут участвовать в распространении инфекции (В. А. З у д и л и н). Подсохшие споры гриба могут разноситься токами воздуха, распространяться с зараженными древесиной и опилками. Попадая на свежие механические повреждения деревьев, они могут вызвать их заражение. Конидии гриба в древесине сохраняют жизнеспособность более года. Перитеции гриба образуются также в трещинах коры и древесины, в ходах жуков-короедов, но они менее обильны, чем конидиальное спороношение гриба. Интересно отметить, что как конидии, так и аскоспоры гриба погружены в слизь, и это облегчает перенос их насекомыми.

После заражения дерева, уже через 20—24 *ч*, наблюдается размножение гриба в сосудах ксилемы. Здесь образуется масса микроконидий типа бластоспор, очень мелких, разносящихся по сосудам дерева с восходящими токами. За час они переносятся на расстояние

до 15 *м*, скорость их перемещения определяется интенсивностью сокодвижения. Гифы гриба через поры проникают из сосуда в сосуд. Они распространяются также в сердцевинных лучах и паренхиме дерева. В пораженных клетках образуется темная камедеподобная масса, выделяющаяся в сосуды ксилемы. Причинами увядания дерева считают механическое закупоривание сосудов ветвей и ствола камедью, спорами и гифами гриба, продуктами гидролиза клеточных стенок хозяина и образование грибом токсина.

Борьба с голландской болезнью вяза включает комплекс лесохозяйственных мероприятий (санитарные рубки, обрезка больных ветвей, своевременная уборка порубочных остатков), уничтожение переносчиков болезни, выращивание устойчивых видов и сортов вязов.

Другой важный вид рода — буковый цератоцистис — возбудитель вилта дуба, часто вызывающий массовую гибель деревьев. Болезнь распространена в некоторых штатах США, особенно на Востоке и Среднем Западе. По симптомам она напоминает голландскую болезнь ильмовых. Гриб переносится жуками из рода *псевдопидиофторус* (Pseudopidyophthorus) при вылете их после перезимовки на пораженных деревьях. У некоторых насекомых он обнаружен внутри тела, в микангиях. Заболевание наблюдается с 40-х годов. До 1952 г. этот вид был известен только в конидиальной стадии — *дубовая халара* (Chalara guercina).

Перитеции букового цератоцистиса черные, с коротким хоботком, погруженные в сплетение гиф. Половой процесс происходит путем сперматизации, функции спермациев выполняют конидии. Гриб гетероталличен. После дикарионтизации из аскогона развиваются аскогенные клетки, лишенные клеточной стенки. Аскоспоры образуются в результате сегментации протопласта, как спорангиоспоры мукоровых.

В умеренном поясе и особенно в тропиках широко распространен *бахромчатый цератоцистис* (Ceratocistis fimbriata), вызывающий заболевания многих растений (батата, кофе, гевеи, какао и др.). Он образует типичные для этого рода перитеции, с длинным хоботком, и эндоконидии (рис. 84).

В тропических и субтропических районах земного шара распространены грибы нескольких видов цератоцистиса, вызывающие заболевания важных для этих районов сельскохозяйственных культур. Например, *странный цератоцистис* (C. paradoxa) широко распространен в тропиках на какао, бананах, ананасах, кокосовой и масличной пальмах, сахарном тростнике, у которых он вызывает гниль.

Интересную группу видов цератоцистиса представляют грибы — возбудители синевы древесины. *Цератоцистис пилифера* (C. pilifera) вызывает синюю или серовато-синюю окраску заболонной древесины сосны, ели, а иногда и некоторых лиственных — ильма, ясеня и др. Гифы гриба в древесине имеют бурую окраску, поэтому многие считают, что синяя окраска древесины — чисто оптический эффект, основанный на контрасте между светлой древесиной и темными гифами гриба. Однако некоторыми исследователями показано, что в условиях культуры и при росте на древесине этот гриб образует синий пигмент, который вызывает окрашивание древесины. Выделение пигмента грибом происходит в условиях азотного голодания, поэтому окрашивание наблюдается обычно на более поздних стадиях развития гриба в древесине.

Грибы, вызывающие засинение древесины, не могут развиваться при снижении содержания воздуха в древесине до 15—20%.

Обычно грибы синевы не разрушают клеточные стенки и не изменяют механических свойств древесины. Однако считают, что такая засиненная древесина легче поражается дереворазрушающими грибами, хотя эксперименты не всегда подтверждают это положение.

Еловый цератоцистис (C. piceae) часто встречается в Европе и Северной Америке на древесине хвойных, но вызывает лишь слабое ее окрашивание. *Меньший цератоцистис* (C. minor) вызывает темно-серое или черноватое окрашивание древесины сосны. В ряде стран, например в Швеции,— это один из основных возбудителей синевы древесины. В других странах он не имеет значения как возбудитель окрашивания. Этот гриб встречается на хвойных в ассоциации с короедами, в теле которых содержатся споры гриба.

В США, Японии и ряде стран Европы синеву древесины сосны вызывает *цератоцистис ипс* (C. ips), встречающийся в ассоциации с короедами из рода Ips.

Образование ассоциаций с насекомыми (древоточцами или короедами) свойственно многим цератоцистисам. У зрелых самок некоторых насекомых имеются даже специальные мешочки — микангии, содержащие споры или дрожжеподобные клетки гриба. Грибы переносятся насекомыми и развиваются в их ходах и прилегающей древесине. Гифы гриба и его споры служат источником пищи для личинок; гриб также размягчает древесину, помогая личинкам проделывать ходы. В свою очередь, насекомые распространяют споры грибов, переносят их на благоприятный для роста субстрат.

Для рода *микроаскус* (Microascus) из семейства *микроасковых* (Microascaceae) характерны черные перитеции с коротким носиком, из которых аскоспоры выходят в виде длинных слизи-

стых красно-коричневых шнуров (рис. 85). Конидиальные стадии обычно типа *скопуляриопсис* (Scopulariopsis) — аннелоспоры (см. раздел о дейтеромицетах, стр. 373, рис. 230) на разветвленных конидиеносцах.

Микроаскус встречается на разнообразных растительных и животных субстратах, в почве, на экскрементах животных, иногда вызывает заболевания растений (например, M. trigonosporus) и животных (M. manginii, M. cinereus). Нередко один вид обладает очень широкой специализацией к субстратам. Например, *треугольный микроаскус* (M. trigonosporus) обитает на древесине, в почве, на экскрементах, выделяется из поверхностно стерилизованных семян растений и из очагов поражения при дерматомикозах и онихомикозах. Этот вид образует черные углистые бутылковидные перитеции диаметром 120—250 *мкм*, с довольно длинным носиком (до 250 *мкм*) и очень характерные треугольные споры, в массе красно-коричневые.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ПИРЕНОМИЦЕТЫ

Плодовые тела — перитеции, реже клейстотеции, с унитуникатными сумками, расположенными пучком или слоем. Освобождение аскоспор активное.

ПОРЯДОК ЭРИЗИФОВЫЕ (ERYSIPHALES), ИЛИ МУЧНИСТОРОСЯНЫЕ, ГРИБЫ

Своеобразная группа грибов-паразитов. Большинство их живет на поверхности различных органов растений, где развивается их белая, часто затем темнеющая, грибница со спороношениями. Питание мучнисторосяных грибов осуществляется при помощи гаусториев, проникающих в ткани растений. К поверхности листьев и других органов растений грибница прикрепляется специальными присосками — а п п р е с с о р и я м и. Обычно в цикле развития мучнисторосяных грибов имеются две стадии — конидиальная и сумчатая. Последняя возникает в результате полового процесса. Половые органы у мучнисторосяных грибов устроены довольно просто. Мужской (а н т е р и д и й) состоит из двух клеток, женский (а с к о г о н) — из одной. Содержимое верхней клетки антеридия переливается через специальное отверстие в женский орган и таким образом происходит оплодотворение. В результате его образуются а с к о с п о р ы (заключенные в сумки), находящиеся в замкнутых плодовых телах к л е й с т о т е ц и я х (к л е й с т о к а р п и я х). Освобождение аскоспор происходит после растрескивания клейстотеция. Споры выбрасываются наружу и, попадая на листья или другие органы восприимчивых растений, прорастают и вызывают их заражение. На поверхности зараженных органов развивается грибница, а на ней — конидиеносцы с конидиями (обычно по нескольку штук), расположенными в виде цепочек. У некоторых мучнисторосяных грибов в грибнице на конидиеносцах развивается лишь одна конидия (рис. 86). Конидии способны снова заражать растения, давая за лето несколько поколений. Таким образом, степень развития мучнисторосяных грибов зависит от того, на сколько благоприятны будут условия для развития конидиальной стадии. Как указывалось, грибница у большинства мучнисторосяных грибов поверхностная. Однако у некоторых родов этих грибов грибница или заходит в подустьичную полость (род Phyllactinia), или частично погружена в ткани растений (род Leveillula). В обоих случаях грибница развивается также на поверхности пораженных органов. Наличие погруженной в ткани грибницы — своеобразная защита гриба от высыхания. Грибы из рода *левейллула* (Leveillula) паразитируют на растениях в жарких засушливых местах.

На поверхности плодовых тел имеются особые выросты — п р и д а т к и. По форме и расположению на плодовом теле придатков, а также по числу сумок в клейстотециях построена классификация мучнисторосяных грибов (рис. 87). Придатки могут быть простые, мало отличающиеся по форме от грибницы, разветвленные на концах или другой формы.

Род Эризифе (Erysiphe)

Гриб, вызывающий мучнистую росу злаков (Erysiphe graminis), имеет несколько специализированных форм, паразитирующих на злаках определенного вида или относящихся к группе близких видов. Различают формы пшеничную, ржаную, ячменную и др.

Внешние признаки поражения растений и процесс их инфицирования общие для всех форм. Все они имеют как конидиальную, так и сумчатую стадию. Однако значение каждой из этих стадий в жизни гриба у разных форм различно. И. Н. А л е к с а н д р о в считает, что переход гриба от конидиальной стадии к сумчатой, как правило, происходит начиная с фазы трубкования у злаков и связан с опре-

деленными этапами их развития, главным образом с началом образования генеративных органов.

Развитие гриба чаще всего начинается с выбрасывания аскоспор из клейстотециев. Попав на восприимчивое растение, они прорастают, образуют гаустории, проникающие в ткани растений; грибница же развивается на их поверхности сначала в виде белого паутинистого налета, затем постепенно буреющего. На грибнице развиваются цепочки конидий, разносимые воздушными течениями и вызывающими новые заражения растений. За лето образуется несколько поколений конидий. Во второй половине лета появляется сумчатая стадия — аскоспоры в сумках, находящихся в клейстотециях. Образованию их предшествует половой процесс.

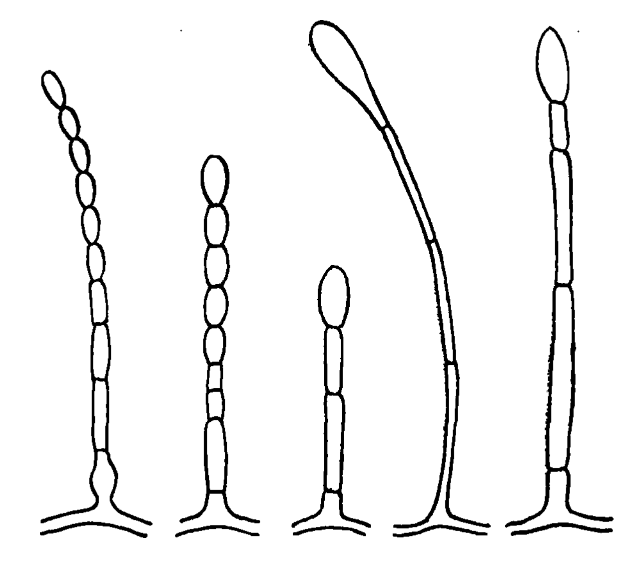


Рис. 86. Типы конидиального спороношения эризифовых грибов.

П ш е н и ч н а я ф о р м а возбудителя мучнистой росы поражает как озимую, так и яровую пшеницу. Гриб этот зимует в виде плотных подушечек грибницы на озимой пшенице. После схода снега на таких подушечках образуются конидии, заражающие сначала соседние листья, затем находящиеся вблизи растения. Постепенно от очага, где гриб перезимовал, он распространяется по всему полю озимой пшеницы, а когда подрастает яровая, то переходит и на нее. Примерно с середины июня начинают появляться клейстотеции, споры в которых в большинстве районов Советского Союза созревают в год образования, в августе — сентябре. Эти споры заражают всходы озимой пшеницы, где сначала появляется конидиальная стадия, а ближе к зиме — плотные подушечки мицелия, в виде которых гриб зимует. Следовательно, сумчатая стадия у этой формы возбудителя мучнистой росы пшеницы предназначена не для перезимовки гриба, а для сохранения его в период отсутствия восприимчивых растений, т. е. от уборки до появления всходов озимых. Если в это время стоит дождливая погода и на полях появляются всходы падалицы, то гриб вообще может обходиться без сумчатой стадии, так как падалица заражается конидиями с яровой пшеницы.

Только что разобранный цикл развития пшеничной формы возбудителя мучнистой росы связан с особенностями жизни растения-хозяина. Однако у этого гриба возможен и другой цикл, когда споры в клейстотециях созревают лишь весной и тогда же заражают пшеницу. Следовательно, гриб зимует уже не на живых растениях, а на соломе в поле. Такой способ зимовки менее благоприятен для гриба, так как осенние и весенние дожди способствуют разложению растительных остатков, где находятся клейстотеции, часто являясь причиной гибели находящихся в них спор. Гораздо жизнеспособнее оказались организмы, зимующие на живых растениях, поскольку человек, улучшая зимостойкость растений, способствовал сохранению зимующего на них гриба. Если благополучно перезимовывало растение, то сохранялся на нем и гриб. Поэтому в природе преобладают те формы возбудителя мучнистой росы пшеницы, у которых споры созревают осенью, тогда же заражающие растения, и на них зимуют.

Так же как пшеничная форма, развивается в природе и р ж а н а я, а в районах культуры озимых ячменей — и я ч м е н н а я. Формы, паразитирующие на растениях, которые имеют одногодичный цикл развития (например, на овсе), зимуют в виде клейстотециев на растительных остатках.

Очень интересны биологические особенности формы мучнистой росы, поражающей *мятлики* (род Poa). При паразитировании этой формы на мятликах, быстро заканчивающих вегетацию, например на Poa bulbosa, растущем на сухих склонах холмов и уже к середине лета засыхающем, гриб также быстро заканчивает цикл развития, обильно образуя сумчатую стадию — клейстотеции. В таком виде гриб сохраняется до следующего года на сухих стеблях и листьях растения-хозяина. Следовательно, здесь как гриб, так и хозяин имеют короткий период вегетации, бóльшую часть года проводя в недеятельном состоянии (клубеньки у Poa bulbosa, клейстотеции у гриба). Совсем иной цикл развития у той же формы, паразитирующей на многолетних видах мятликов (Poa pratensis, Poa silvestris). Здесь гриб обычно совсем не образует клейстотеции и живет лишь

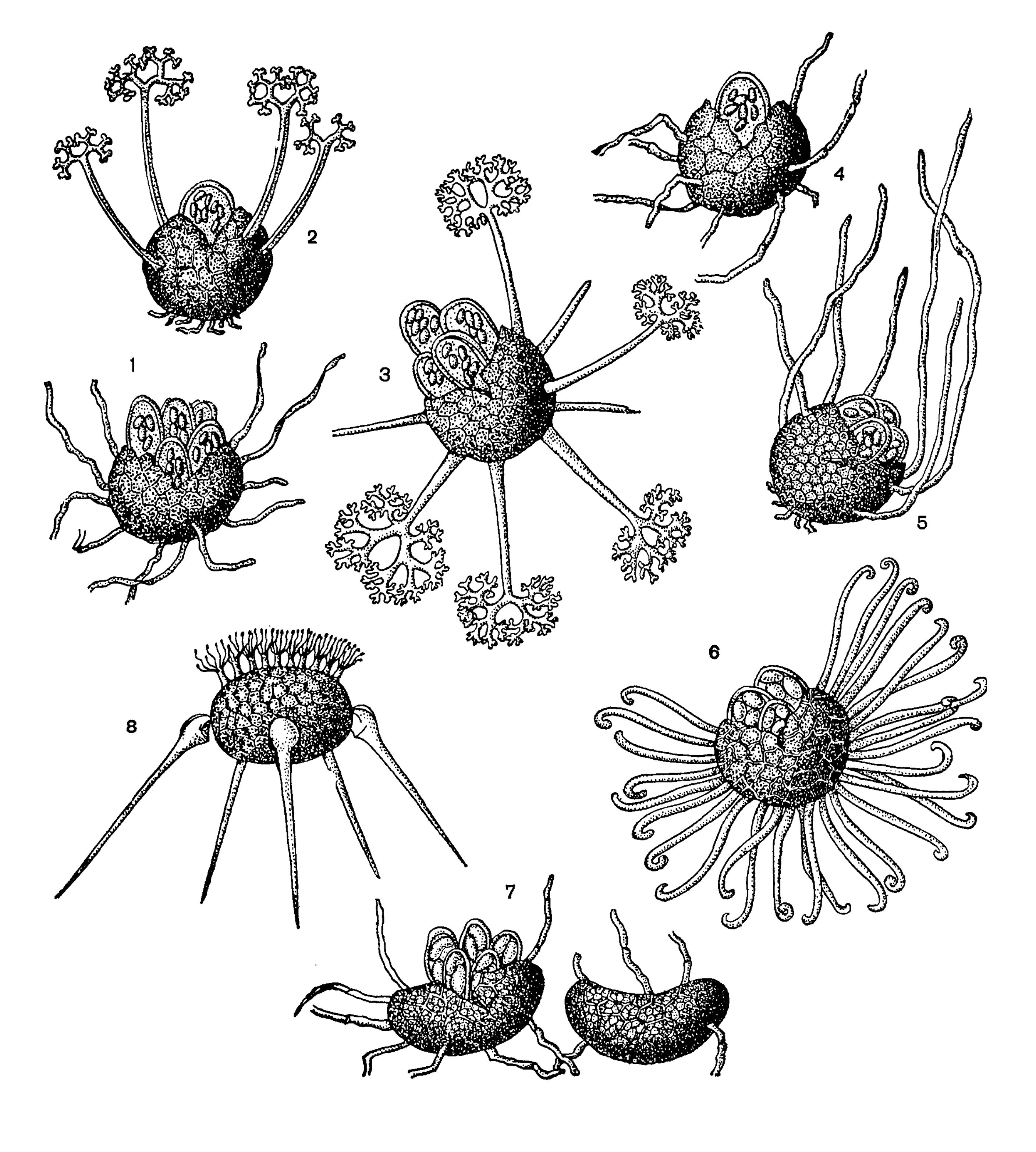


Рис. 87. Плодовые тела (клейстотеции) эризифовых грибов:

1 — эризифе (Erysiphe); 2 — подосфера (Podosphaera); 3 — микросфера (Microsphaera); 4 — сферотека (Sphaerotheca); 5 — трихокладия (Trichocladia); 6 — унцинула (Uncinula); 7 — левейллула (Leveillula); 8 — филлактиния (Phyllactinia).

в вегетативной стадии (грибница и конидии). Зимой он сохраняется на зимующих розетках зеленых листьев растений-хозяев.

Следующие два вида грибов из рода эризифе — Erysiphe communis и E. cichoracearum — отличаются способностью паразитировать на растениях из разных семейств. Однако внутри каждого из этих видов есть биологические формы, приспособившиеся к паразитизму на растениях, относящихся только к какому-либо определенному роду или даже виду растений. Таких биологических форм у E. cichoracearum известно более 110, а у E. communis — более 130. Некоторые из этих форм — опасные паразиты культурных растений.

У E. cichoracearum конидии образуются в цепочках, клейстотеции шаровидные, при высыхании слабовдавленные, придатки узловатые, коричневые у основания или по всей длине, у некоторых форм бесцветные, переплетающиеся с грибницей, сумок чаще более 10, а спор в сумках по 2. Из форм, паразитирующих на культурных растениях, наиболее вредоносны поражающие тыквенные растения, табак, картофель, а из более редких — поражающие лен, петунию.

E. cichoracearum f. cucurbitacearum поражает растения из семейства тыквенных. Наиболее сильно от этого гриба страдают огурцы, дыни и тыквы, реже — кабачки и патиссоны, очень редко — арбузы. Очень большой вред приносит мучнистая роса в теплицах. Гриб развивается главным образом на листьях, а при сильном поражении — и на стеблях в виде налета белого цвета. При сильном развитии болезни листья преждевременно засыхают.

Гриб имеет как сумчатую, так и конидиальную стадию. В течение вегетации, почти до глубокой осени он развивается в конидиальной стадии. В средней полосе европейской части СССР клейстотеции появляются очень поздно, уже после того, как убран урожай, и потому часто остаются незамеченными. В них развивается по нескольку сумок со спорами, вызывающими весной заражение новых растений. Зимовка гриба происходит на опавших листьях и стеблях.

Для борьбы с мучнистой росой в закрытом грунте рекомендуется дезинфицировать парники, уничтожать растительные остатки после сбора урожая. В открытом грунте применяют опрыскивание растений препаратами серы или комбинированными препаратами серы с медным купоросом.

Одна из форм E. cichoracearum поражает разные виды высших растений из рода Nicotiana. Особенно страдает Nicotiana tabacum. Поражение от этого гриба (мучнистая роса) проявляется на листьях в виде белого налета,

Рис. 88. Листья табака, пораженные мучнистой росой.

состоящего из грибницы и конидий гриба — возбудителя болезни. Грибной налет часто занимает всю листовую пластинку, что приводит к снижению урожая и понижению качества сырья (рис. 88). Мучнистая роса табака приносит наибольший вред в Средней Азии, на Южном берегу Крыма, в Молдавии и Закавказье. Гриб большей частью развивается только в конидиальной стадии, получившей специальное название Oidium tabaci. Клейстотеции появляются только к концу вегетации и служат для перезимовки гриба. Реже зимует грибница, которая оживляется при температуре 13—17° C и относительной влажности 68—72%. В этих условиях на грибнице происходит отчленение конидий, которые могут заражать растения, и развитие аскоспор из перезимовавших клейстотециев. Наиболее сильное проявление болезни наблюдается при наступлении жаркой сухой погоды. В некоторых случаях, по-видимому, возможно заражение табака мучнистой росой с других растений.

Для борьбы с мучнистой росой применяют опрыскивание растений химикатами. М. Ф. Терновский вывел несколько устойчивых к этой болезни сортов табака (Дюбек 7, Трапезонд 161 и др.), занимающих большие площади в районах сильного вреда от мучнистой росы.

Сравнительно недавно стал часто поражаться мучнистой росой картофель.

Известна также мучнистая роса петунии. Встречается она довольно редко (например, в Афганистане и Венгрии). Гриб в конидиальной стадии называется Oidium petuniae.

E. cichoracearum часто поражает многие дикорастущие и декоративные растения. Этот гриб сильно поражает лопух, подорожник, одуванчик, флоксы (табл. 17) и многие другие растения. На большинстве из них грибы развиваются только в конидиальной стадии и зимуют в виде мицелия на розетках многолетних растений. Например, на лопухе мучнистая роса обычно появляется сначала на одном каком-либо расте-

нии, на котором гриб перезимовал, а от него уже распространяется на соседние. На каждом из родов цветковых растений развивается своя специализированная форма гриба. Но если растения чем-либо ослаблены, особенно недостатком влаги, то возможно заражение растений и несвойственными ему формами. Часто это наблюдается осенью, когда естественная сопротивляемость растений ослабевает. Вследствие жаркой и сухой погоды во второй половине лета может распространиться поражение мучнистой росой многих растений.

Erysiphe communis отличается от предыдущего вида тем, что конидии у него развиваются не в цепочках, а одиночно, на концах удлиненных конидиеносцев. Конидии легко отпадают, и на их месте появляются новые одиночные конидии. Клейстотеции шаровидные, сумок обычно немного (2—8), спор в них по 3—8, иногда даже только по 2. Гриб поражает многие культурные и дикорастущие растения, на которых развиваются специализированные формы. Наиболее вредоносны формы, развивающиеся на сахарной свекле, на многих видах бобовых растений, на щавеле.

Для борьбы с мучнистой росой применяют обработку посевов препаратами, содержащими серу, агротехнические мероприятия, способствующие уничтожению зимующей инфекции. Выведены устойчивые к мучнистой росе сорта сахарной свеклы (например, К-018, К-986 и др.).

Многие формы Erysiphe communis паразитируют на бобовых растениях. Формы эти большей частью узкоспециализированы и поражают растения одного или нескольких видов, относящихся к одному роду. Например, почти на каждом виде клеверов паразитирует своя форма мучнисторосяного гриба. Такие специализированные формы выявлены на клевере ползучем, клевере гибридном и т. д. Внутри же видов гороха, люпинов и донников имеется лишь по одной форме, поражающей все виды этих родов.

На многолетних бобовых растениях мучнистая роса может зимовать в виде мицелия в почках зараженных растений. Весной на таком мицелии образуются конидии, инфицирующие растения.

На однолетних бобовых растениях возбудители мучнистой росы зимуют в виде клейстотециев на растительных остатках.

Созревание аскоспор происходит весной, выбрасывание их (например, в Ленинградской области) начинается с конца июня и продолжается до октября. Таким образом, заражение бобовых растений соответствующей формой мучнистой росы происходит в течение лета аскоспорами, летящими с перезимовавших клейстотециев, и конидиями, развивающимися на зараженных листьях. В течение лета все время развиваются конидии, а во второй его половине начинают появляться клейстотеции.

Конидии E. communis, паразитирующей на бобовых, начинают прорастать при температуре выше 10° С. Оптимальная влажность для их прорастания — 50—90%.

Заражение бобовых мучнистой росой особенно часто происходит при пониженном тургоре тканей. Это связано с тем, что ростки спор мучнисторосяных грибов легче проникают через слегка подвядшие ткани.

Для борьбы с мучнисторосяными грибами на бобовых рекомендуется уничтожение растительных остатков, применение некоторых агротехнических мер. Устойчивость растений к мучнистой росе повышается при внесении фосфорно-калийных удобрений и некоторых микроэлементов.

E. labiatarum поражает растения из семейства губоцветных, на разных видах которых паразитируют специализированные формы этого вида. Из них опасны некоторые формы на лекарственных растениях, например на шалфее, душице и т. д.

E. umbelliferarum паразитирует на зонтичных, при этом известна группа специализированных форм этого вида. Некоторые из них — опасные паразиты культурных растений. Большой вред приносит мучнистая роса моркови, тмина, укропа, кориандра и других растений.

Род Подосфера (Podosphaera)

Мучнистая роса яблони, редко груши (Podosphaera leucotricha) поражает все органы растений, на которых появляется белый, затем чуть желтеющий налет. При сильном развитии болезни листья становятся значительно меньше здоровых, буреют и засыхают. Рост пораженных побегов резко замедляется (табл. 17).

Белый налет на поверхности листьев и других органов растений состоит из грибницы и цепочек конидий. Позднее могут появляться клейстотеции с характерными, расположенными на вершине придатками, не разветвленными на концах. Однако споры в сумках большей частью не созревают, и роль сумчатой стадии в развитии гриба весьма невелика.

Возбудитель мучнистой росы зимует в вегетативных и генеративных почках яблони в виде мицелия. Зимовка происходит или под покровом чешуй, или, в менее суровые зимы, непосредственно на побегах. Весной перезимовавший мицелий прорастает и заражает распускающиеся почки, где в изобилии появляются конидии. Таким образом осуществляется первичная инфекция растений. Источником вторичной инфекции служат конидии, образующиеся после

первичного заражения. Особенно сильное развитие мучнистой росы яблони происходит при достаточном увлажнении и сравнительно умеренной температуре.

Мучнистая роса яблони широко распространена как в Советском Союзе, так и за рубежом. Постоянное сильное поражение яблонь мучнистой росой наблюдается в районах с теплыми зимами, обеспечивающими хорошую перезимовку гриба. В тех районах, где вероятность лет с абсолютным минимумом температуры воздуха ниже —24° С составляет 70—80%, заболевание не представляет серьезной опасности для промышленной культуры яблони. В этих условиях гриб перезимовывает плохо и развитие его весной бывает слабым.

Что касается погодных условий вегетационного периода, то можно считать, что мучнистой росой яблони одинаково сильно поражаются как в засушливых условиях, так и в районах с достаточным увлажнением.

Для борьбы с мучнистой росой яблони рекомендуется обрезка пораженных побегов и опрыскивание деревьев фунгицидами (каратан, полисульфиды кальция и др.). Следует там, где это возможно, выращивать устойчивые против болезни сорта яблони. К таковым относятся Ранет шампанский, Сары-Синап, Кальвиль снежный, Пармен зимний золотой и др. На этих сортах возбудитель мучнистой росы развивается слабо.

Podosphaera oxyacanthae — мучнистая роса некоторых розоцветных растений. Гриб заражает чаще листья, реже другие органы растений, на которых развивается хорошо заметная белая, затем слегка желтеющая грибница. На листьях грибница образует часто сливающиеся пятна. У гриба имеется как конидиальная, так и сумчатая стадии. Конидии обычной формы. Клейстотеции шаровидные, темно-коричневые, придатки на них располагаются радиально по экватору, коричневые у основания, кверху бесцветные, число их 4—12, реже больше, на вершине 2—4-кратноразветвленные. (рис. 87). У этого гриба описаны специализированные формы, приуроченные к определенным растениям из семейства розоцветных.

Подосфера боярышниковой формы (P. oxyacanthae f. crataegi) паразитирует на различных видах боярышников. Помимо листьев, у боярышника гриб часто поражает побеги и плоды. Побеги при этом становятся толще нормальных, искривляются и покрываются плотным бурым мицелием. Клейстотеции у гриба обильные и служат ему для перезимовки. Однако в мягкие зимы гриб может зимовать и в виде мицелия на побегах. Мучнистая роса боярышника повсюду широко распространена, особенно на декоративных насаждениях этого кустарника.

Айвовая форма (P. oxyacanthae f. cydoniae) довольно широко распространена на айве. Этот гриб поражает главным образом листья, на которых развиваются пятна плотной бурой грибницы с конидиями, а позднее с клейстотециями. Сливаясь, пятна могут покрывать весь лист. Спороношения сходны с таковыми у других форм этого вида.

Грушевая форма (P. oxyacanthae f. piri) паразитирует на листьях обыкновенной и уссурийской груш. На втором виде гриб распространен на Дальнем Востоке. Налет грибницы на листьях сероватый, исчезающий ко времени образования клейстотециев. Последние располагаются группами вдоль жилок, они темнокоричневые, почти черные, с радиально расположенными придатками.

Гриб появляется в середине лета, чаще сначала в питомниках. Зимует он на пораженных растительных остатках, в почках и побегах в виде клейстотециев или мицелия. На Дальнем Востоке гриб встречается во всех районах произрастания уссурийской груши, а также на гибридах с ней других видов. Меры борьбы с этим грибом те же, что и с мучнистой росой яблони.

Мучнистая роса слив (Podosphaera tridactyla) паразитирует на различных косточковых плодовых породах, на листьях которых развивается паутинистая или пленчатая слабо развитая грибница, часто исчезающая ко времени появления клейстотециев.

Конидии эллипсоидальные или бочковидные в коротких цепочках. Клейстотеции чаще развиваются на нижней стороне листьев, они шаровидные, с 3—7 расположенными на их вершине придатками, у основания коричневыми, к вершине бесцветными.

Мучнистая роса слив распространена широко. У мучнистой росы слив описано несколько специализированных форм, приуроченных к разным видам растений: f. armeniaca развивается на листьях абрикоса, p. padi — на черемухе, f. pruni — на сливе и алыче, f. laurocerasi — на лавровишне. Последняя форма чаще встречается только в конидиальной стадии, носящей название Oidium passerini.

Мучнистая роса на абрикосе появляется во второй половине лета в запущенных садах или в случае слишком густой посадки деревьев. Гриб перезимовывает на пораженных частях растений, по-видимому, в стадии клейстокарпиев.

Созревающие в начале лета аскоспоры являются источником первичной инфекции. Эта форма распространена на Дальнем Востоке в местах произрастания местных видов абрикоса. В Советском Союзе встречается также в Крыму, но только в конидиальной стадии.

Форма гриба на сливах, поражающая сливы и алычу, наиболее распространенная. Она паразитирует на листьях и побегах указанных растений. Особенно сильно вредит саженцам в питомниках. Зимует гриб или на растительных остатках в виде клейстотециев, или в виде грибницы на побегах. Грибница весной отчленяет конидии, заражающие растения. Заражение возможно также от аскоспор, созревающих к весне в клейстотециях. Меры борьбы те же, что и с мучнистой росой яблони.

Мучнистая роса черники (Podosphaera myrtillina) встречается на листьях черники, где можно находить его слабо развитую грибницу, совершенно исчезающую ко времени созревания клейстотециев. Последние чаще всего образуются на нижней стороне листа, они шаровидные с 4—10 придатками, расположенными раскидистым пучком на верхней части клейстотеция, иногда отходящими от него почти радиально. У этого гриба известна и конидиальная стадия. Сведений об этом грибе очень мало, возможно, потому, что его трудно обнаружить, так как грибница его быстро исчезает. Иногда этот гриб находят в Подмосковье в начале июня.

Близкий к мучнистой росе черники гриб Podosphaera major паразитирует на голубике. Его конидиальная стадия не найдена.

Мучнистая роса спиреи (Podosphaera minor) мало распространена в нашей стране. Гриб встречается лишь в некоторых районах Восточной Сибири. Он развивается на обеих сторонах листьев в виде белого паутинистого налета, позднее разрушающегося. На грибнице образуются конидии и в изобилии клейстотеции. Последних больше на нижней стороне листа, они темно-коричневые, с характерными, дугообразно изогнутыми придатками.

Podosphaera erineophila — очень интересный гриб, живущий только на галлах, образуемых на листьях березы клещиком Erineophilus minor. На здоровую (негалловую) часть пластинки листа гриб не переходит. Грибница нежная, паутинистая, исчезающая. Конидиальная стадия неизвестна. Клейстотеции шаровидные, коричневые, придатки их расположены в верхней части, вильчато разветвленные. Этот гриб описан Н. А. Наумовым в 1917 г. в Лужском районе Ленинградской области. Больше он нигде не найден.

Род Микросфера (Microsphaera)

К этому роду относятся мучнисторосяные грибы, имеющие хорошо заметную грибницу, развивающуюся на пораженных органах растений. Конидии одиночные на вершинах удлиненных конидиеносцев. Клейстотеции чаще шаровидные. Придатки у них располагаются по экватору, приподнимаются кверху, с грибницей не переплетаются, жесткие, прямые или дугообразно изогнутые, на вершине дихотомически разветвленные, часто повторно, конечные ветви придатков иногда загнуты назад. В каждом клейстотеции развивается несколько сумок, имеющих по 3—8 спор (рис. 87, *3*).

Мучнистая роса дуба (Microsphaera alphitoides) — паразит на листьях и побегах дуба, вызывающий одну из широко распространенных в Советском Союзе болезней этого растения. При поражении дуба этим грибом на листьях и стеблях молодых побегов развивается белый порошащийся налет грибницы и конидий, при помощи которых происходит распространение паразита в течение лета (табл. 17). К осени появляется сумчатая стадия. Клейстотеции сперва бледно-желтые, позднее коричнево-черные. Внутри их развиваются сумки со спорами.

Мучнистой росой заражаются преимущественно молодые ткани. Поэтому болезнь особенно сильно развивается на поросли, часто приводя к засыханию побегов. Повреждение дубов скотом, а также заморозки, приводящие к появлению поросли, способствуют развитию мучнистой росы.

Возбудитель мучнистой росы дуба появился в Европе в 1907 г., сначала во Франции и Германии, а затем и в других странах. Этот гриб поражает главным образом европейские дубы и его разновидности. Американские дубы устойчивы к этому паразиту. А. А. Ячевский считает возбудителя мучнистой росы дуба европейским видом, но, вероятно, обособившимся в начале XX в. и попавшим в благоприятные для его развития условия, вследствие чего ему удалось так быстро распространиться по огромной территории.

Следует отметить, что в Америке на местных видах дуба паразитируют другие виды мучнисторосяных грибов. Гриб Microsphaera alphitoides известен не только в Европе, но и в Азии и Северной Америке.

Конидиальная стадия в средней полосе европейской части Советского Союза чаще появляется во второй половине июня — начале июля, в более южных районах — несколько раньше, на крайнем юге европейской части СССР иногда даже в мае. Наиболее обильное развитие этой стадии наступает в июле — августе, реже в сентябре. Первые клейстотеции появляются через 1—1,5 месяца после появления конидий. Массовое их образование происходит в августе — сентябре. Наиболее обильное развитие клейстотециев происходит при жаркой сухой погоде во второй половине лета и достаточном освещении листьев. Мень-

ше их бывает в дождливые годы. Созревание клейстотециев у Microsphaera alphitoides происходит неравномерно. Даже поздней осенью можно находить незрелые плодовые тела.

Зимовка возбудителя мучнистой росы дуба в европейской части СССР происходит в основном в виде клейстотециев. Весной гриб появляется обычно сначала на тех участках, где с осени было много клейстотециев. На участках, где их не было, поражение листьев мучнистой росой происходит на 2—3 недели позднее. Перезимовка гриба в виде грибницы в европейской части СССР происходит очень редко и практического значения не имеет. Однако в условиях теплого и влажного климата Западной Европы, а в Советском Союзе в южных районах, например в Причерноморье, возбудитель мучнистой росы дуба зимует в виде грибницы, проникающей в почки зараженных побегов.

Для борьбы с мучнистой росой дуба важно проведение мероприятий, устраняющих появление восприимчивых к этой болезни побегов. В питомниках и молодых культурах дуба возможно применение химических мер с использованием препаратов серы.

Мучнистая роса дуба может вызываться и другим грибом — Microsphaera hypophyla. Этот гриб отличается от предыдущего вида как по характеру поражения, так и по морфологии спороношений. Конидиальная стадия его обычно развивается на нижней стороне листа, реже на верхней. Совсем не отмечено поражение этим грибом побегов.

Грибница белая, слабо заметная, равномерно покрывающая бо́льшую часть листовой пластинки, не образуя резко очерченных пятен. Конидии на конидиеносцах одиночные, реже в коротких цепочках. Обычно конидий немного. Лишь изредка образуются из них небольшие скопления в виде заметных белых крупинок.

Сумчатая стадия развивается ежегодно, на большинстве зараженных листьев, но только на нижней их стороне. Клейстотециев обычно много, они рассеяны по всему листу. Они легко отделяются от грибницы и, сцепляясь своими придатками по нескольку штук, образуют комочки, постепенно опадающие с зараженных листьев.

Строение клейстотециев характерное для рода Microsphaera, сумок в них по 6—9.

Microsphaera hypophyla перезимовывает в виде клейстотециев. Новая листва заражается аскоспорами в июне. Тогда же появляется и конидиальная стадия. Однако массовое появление гриба происходит во второй половине июля и особенно в августе. Гриб заражает листья всех сроков появления: как на весенних, майских побегах, так и на летних, в июне—июле. Реже гриб можно находить на листьях, появившихся в первой половине августа. При заражении более старых листьев развитие на них грибницы бывает очень слабым, конидиеносцев и конидий на ней мало. Гриб почти незаметен. На молодых листьях налет грибницы бывает более густой, конидий образуется больше, гриб на таких листьях иногда развивается и на верхней стороне листа.

А. А. Власов рассматривает этот вид как более старый (ранее появившийся) по сравнению с M. alphitoides. Возможно, последний вид является мутантом M. hypophyla, нашедшим благоприятные условия для своего развития. Сам же этот гриб, вероятнее всего, выделился из сборного вида M. penicillata.

Мучнистая роса крыжовника (Microsphaera grossulariae) поражает листья крыжовника, на верхней поверхности которых образуется нежный, малозаметный паутинистый налет, состоящий из грибницы и конидий в виде редких цепочек. Позднее развиваются клейстотеции, а в них сумки со спорами. В виде клейстотециев гриб зимует. Этот гриб встречается как в Европе, так и в Америке, однако большого вреда не приносит.

Мучнисторосяные грибы из рода Microsphaera со сходной биологией встречаются часто. Например M. berberidis можно обнаружить на разных видах барбариса. Распространяясь во влажных местах, в Узбекистане он поражает барбарис в горных условиях, встречаясь выше других мучнисторосяных грибов. На жимолости (Lonicera) распространена повсеместно M. lonicerae.

Микросфера на березе (M. betulae) — один из самых распространенных видов рода микросфера. Для него характерно наличие коротких придатков клейстотециев. Поражаются разные виды берез как в европейской, так и азиатской части Советского Союза.

На грецком орехе (Juglans) встречается M. juglandis в Киргизии, Казахстане и Узбекистане. У грецкого ореха поражает листья, и при сильном развитии гриба они засыхают.

Род Унцинула (Uncinula)

Мучнисторосяные грибы, относимые к роду унцинула, имеют шаровидные клейстотеции, вдавливающиеся снизу при высыхании. Весьма характерны придатки, жесткие, часто многочисленные, простые или вильчато разветвленные, со спирально закрученными концами. Конидии и грибница мало отличаются от таковых у других мучнисторосяных грибов.

Пепелица (Uncinula necator) — один из опаснейших паразитов виноградной лозы, приносящий в годы массовых вспышек огромные

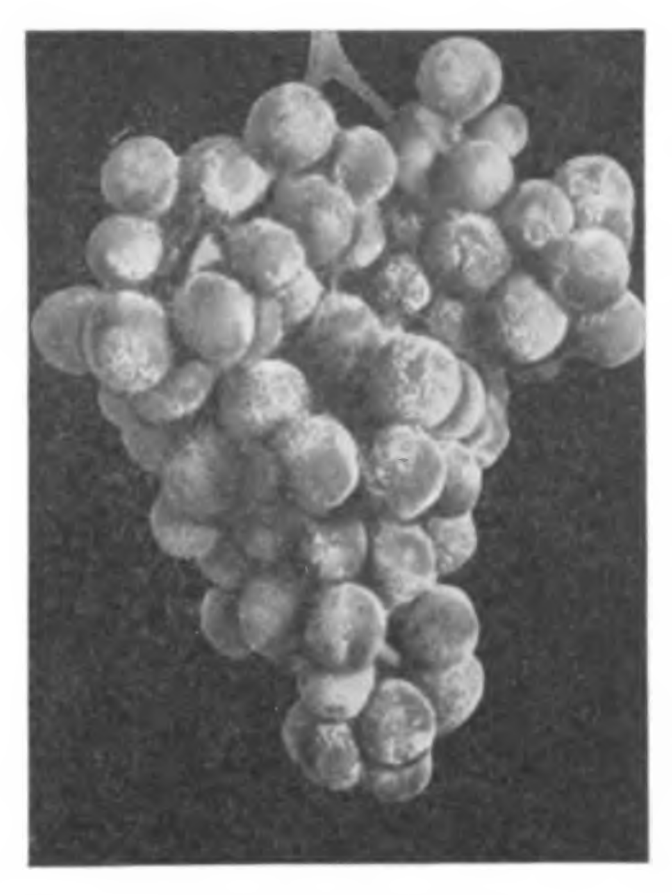


Рис. 89. Ягоды винограда, пораженные мучнистой росой (пепелицей).

потери винограда. Родина этого гриба — Северная Америка, откуда он был завезен в Европу в середине XIX в.

Пепелица поражает листья, побеги и ягоды виноградной лозы, на которых развивается мучнисто-белый, затем буреющий налет. На пораженных местах возникают некрозы, ягоды растрескиваются, засыхают или загнивают (рис. 89). Иногда погибает 65—100% гроздей.

После того как возбудитель появился в Европе, он долго развивался лишь в конидиальной стадии, получившей название *оидиум* (Oidium tuckeri). В нашей стране клейстотеции этого гриба были обнаружены лишь в 1925 г. на Южном берегу Крыма К. Н. Декенбахом. В европейской части СССР значение сумчатой стадии в развитии гриба невелико, так как к весне клейстотеции обычно заполняются бактериями и плесневыми грибами, а находящиеся в них споры гибнут. Гриб зимует внутри почек винограда и на однолетних побегах в виде грибницы с утолщенной оболочкой или специальных узловатых ее видоизменений. Весной на грибнице развиваются конидии, заражающие растения.

В Средней Азии у гриба обильно развиваются клейстотеции. Аскоспоры в них хорошо перезимовывают, и весной часто именно они заражают растения. Однако здесь не исключена и зимовка грибницы. Иногда аскоспоры созревают еще осенью, тогда же заражают растения, и гриб зимует в виде образовавшейся в результате осеннего заражения грибницы.

Интересно, что размеры конидий у пепелицы варьируют в течение сезона. Наиболее мелкие конидии развиваются осенью. Однако при заражении растений такими конидиями образуются не мелкие, а крупные конидии.

Для борьбы с мучнистой росой винограда рекомендуют применение препаратов серы или лучше обработку растений комбинированными препаратами, содержащими медь и другие вещества.

Унцинула ив (Uncinula salicis) паразитирует на ивах и тополях, на которых развиваются специализированные (приуроченные к каждой из этих пород) формы.

При поражении этим грибом на обеих поверхностях листа развивается белая войлочная грибница, сначала в виде отдельных пятен, затем покрывающая весь лист. Гриб имеет конидиальную и сумчатую стадии развития. Унцинула паразитирует как в европейской, так и азиатской части Советского Союза.

Род Филлактиния (Phyllactinia)

Мучнисторосяные грибы, относящиеся к этому роду, паразитируют на древесных и кустарниковых растениях. Эти грибы имеют ряд характерных отличий от других родов эризифовых. Грибница филлактинии паутинистая, часто исчезающая, дающая короткие отростки, проникающие в межклетные ходы через устьица. Эти отростки внедряются в соседнюю с устьицем клетку. Конидии у филлактинии одиночные, образующиеся на вершине довольно длинного конидиеносца.

Клейстотеции имеют два вида придатков. Одни из них жесткие, шиловидные, заостренные на концах и вздутые у основания, расположенные по экватору клейстотеция; другие — мягкие, ослизняющиеся, расположенные на вершине клейстотеция, собранные в кисть. В обычных условиях придатки первого рода располагаются горизонтально. При уменьшении влажности часть оболочки вздутий, которые находятся у основания придатков, сморщивается, придатки в связи с этим опускаются и упираются острыми концами в субстрат, клейстотеции приподнимаются над поверхностью субстрата. Поэтому бывает достаточно небольшого движения воздуха, чтобы клейстотеций оторвался от места, где развивался гриб, и пере-

несся на другое место. При этом в воздухе клейстотеций переворачивается вершиной вниз и, попав на какую-либо поверхность, приклеивается к ней при помощи слизи, выделяющейся придатками второго рода (рис. 87, *8*).

Таким образом, придатки первого рода служат своеобразным механизмом, способствующим расселению гриба, а придатки второго рода — средством, удерживающим гриб на новом субстрате.

В роде филлактиния несколько видов, из которых наиболее распространен Phyllactinia suffulta, состоящий более чем из 60 специализированных форм. Из них чаще всего встречаются формы, поражающие ольху, березу, лещину, шелковицу. Последняя форма приносит довольно существенный вред шелководству, так как пораженные листья неохотно поедаются шелковичными червями.

Род Левейллула (Leveillula)

Мучнисторосяные грибы из этого рода распространены в южных районах земного шара, главным образом в Средиземноморье, Юго-Восточной Азии, отчасти в Южной Америке, некоторых местах Африки и теплых районах Северной Америки (Калифорния, Техас). Жизнь в жарких, засушливых условиях привела к появлению у этих грибов эндофитного (внутриклеточного) мицелия, распространенного внутри тканей питающих растений. Предполагают, что это вторичное свойство — своеобразная защита грибов от жары и сухости воздуха.

После проникновения гриба в растение сначала развивается эндофитная грибница, простирающаяся в межклетниках под эпидермисом, где образуются небольшие сплетения ее. Затем грибница проникает в межклетники паренхимных тканей, в клетки которых внедряются гаустории. Отдельные нити грибницы через устьица выходят на поверхность листа или другого пораженного органа растений, образуя там довольно длинные конидиеносцы, на вершине которых развивается по одной первичной конидии. Такой тип образования конидий носит название *оидиопсис* (Oidiopsis). От основания конидиеносцев выходят ветви, развивающиеся во вторичную, уже эктофитную (поверхностную) грибницу. Первичные конидии отпадают, и на их месте развиваются вторичные конидии. При помощи конидий происходит распространение мучнисторосяных грибов в течение вегетационного периода. У грибов из рода левейллула конидиальная стадия часто развивается почти до конца вегетации растений и лишь осенью появляются клейстотеции, вначале округлые, затем сильно вдавленные с вершины, почти чашевидные, с простыми многочисленными придатками, расположенными на нижней стороне плодового тела (см. рис. 87). Сумок много, в них развиваются чаще всего 2 споры.

В нашей стране левейллула распространена в Средней Азии, на юго-востоке европейской части, редко — в более северных районах. Грибы, относящиеся к этому роду, теплолюбивы и поэтому появляются обычно во второй половине лета, а клейстотеции у них развиваются лишь в сентябре — октябре.

В 1956 г. П. Н. Головин на основании строения конидий разделил род Leveillula на 6 секций, охватывающих 40 видов грибов, паразитирующих на высших растениях из определенных семейств: L. compositarum — на сложноцветных, L. solanacearum — на пасленовых, L. labiatarum — на губоцветных и т. д. В свою очередь, каждый вид левейллулы разделяется на специализированные формы, приуроченные к определенным родам растений. Так, у L. compositarum таких форм 29, у L. labiatarum —12 и т. д.

Интересно, что виды родов Leveillula и Erysiphe на одних и тех же растениях в средней полосе и на юге часто как бы заменяют друг друга. Например, на картофеле в Средней Азии паразитирует L. solanacearum, а в европейской части СССР на том же растении — E. cichoracearum; на моркови в Средней Азии — L. umbelliferarum, а в европейской части СССР — E. cichoracearum. Такая взаимозаменяемость навела на мысль о происхождении рода Leveillula от рода Erysiphe путем образования внутриклеточного мицелия и своеобразного конидиального спороношения. Это оказалось целесообразным в связи с развитием грибов в сухом жарком климате и необходимостью защиты мицелия от высыхания.

Некоторые грибы рода левейллула вызывают опасные заболевания культурных и дикорастущих полезных растений.

Мучнистая роса хлопчатника (L. malvacearum f. gossypii) поражает листья этого растения. Она изредка встречается в южных районах Средней Азии. Другая форма этого вида довольно часто сильно поражает листья кенафа.

Мучнистая роса бобовых (L. leguminosarum) паразитирует на многих бобовых растениях. Особенно большой вред приносит люцерне, фасоли, отчасти эспарцету и некоторым другим.

Мучнистая роса зонтичных растений (L. umbelliferarum) сильно вредит, например, моркови.

Мучнистая роса саксаула (L. saxaouli) местами вызывает поражение побегов, которые желтеют, а при сильном поражении опадают. Болезнь может нарастать весь вегетационный

период, особенно усиливаясь к осени. Сильный дождь может смывать наружную грибницу, и видимая степень заражения растений уменьшается. Однако внутренняя грибница остается живой, и через несколько дней болезнь снова начинает развиваться.

Род Трихокладия (Trichocladia)

У грибов из этого рода обычно хорошо развиты грибница и цилиндрические конидии, расположенные поодиночке на вершине довольно длинных конидиеносцев. Клейстотеции, имеющие вначале обычную форму, при высыхании вдавливаются снизу. Вследствие этого они отрываются от несущей их грибницы, становясь таким образом свободными. Придатки мицелия чаще всего длинные, гибкие, извилистые, на концах тем или иным способом разветвленные. Они расположены на вершине клейстотеция пучком и обычно переплетаются друг с другом и с придатками соседних плодовых тел. Как указывалось, клейстотеции у грибов из рода трихокладия отрываются от грибницы, а так как соседние клейстотеции соединены друг с другом (поскольку у них переплетаются придатки), то часто от грибницы отделяется сразу большая группа плодовых тел. Подхваченные воздушными течениями, клейстотеции переносятся на другие растения, а находящиеся в них споры вызывают новые заражения.

К роду Trichocladia относится немного видов. Довольно вредоносна T. astragali, поражающая листья астрагала, распространенная на всей территории СССР. Местами встречается T. caraganae — паразит желтой акации (караганы).

Род Сферотека (Sphaerotheca)

Мучнисторосяные грибы, относящиеся к роду сферотека, развивают на поверхности пораженных органов растений паутинистую, мучнистую грибницу, у многих видов уплотняющуюся до войлочной. Сначала грибница белая, затем темнеющая, до темно-коричневой. Конидии собраны в цепочки. Клейстотеции шаровидные, с простыми, извилистыми, переплетающимися с грибницей придатками. В клейстотециях развивается по одной сумке (рис. 87).

В роде Sphaerotheca немного видов. Однако большинство из них — опасные паразиты высших растений, приносящие большой вред.

Родина американской мучнистой росы, или сферотеки, крыжовника (S. mors-uvae) — Северная Америка, откуда гриб расселился по многим странам. Интересно, что на родине паразита встречаются наиболее устойчивые к нему сорта крыжовника (Американский горный, Хаутон и др.). Сферотека крыжовника была завезена из Америки в Россию в 1901 г. Быстро распространившись по стране, она приносила громадный вред.

Американская мучнистая роса поражает листья, побеги и ягоды крыжовника. Сильно пораженные кусты гибнут. Заболевшие ягоды не развиваются до зрелости, теряют товарную ценность, а если у них поражается плодоножка, то они осыпаются еще до созревания. Иногда уже в начале июня под больными кустами можно видеть большое количество опавших ягод, зараженных мучнистой росой.

Сферотека крыжовника зимует в виде клейстотециев на пораженных побегах и опавших больных ягодах. Сумкоспоры в них созревают чаще после перезимовки, следующей весной. Выбрасывание спор обычно происходит в первые теплые дни, что совпадает со временем распускания почек. Применение химических мероприятий по борьбе с мучнистой росой отодвигает сроки созревания клейстотециев, иногда даже до последней декады июня. Поскольку ягоды крыжовника восприимчивы к мучнистой росе лишь в первой фазе развития, примерно до половины нормальной величины, то позднее выбрасывание аскоспор приводит к тому, что они попадают на уже устойчивые к болезни ягоды, которые в связи с этим остаются здоровыми. В случае позднего созревания аскоспор устойчивыми к мучнистой росе становятся также и побеги. Таким образом, обработка кустов крыжовника фунгицидами не только снижает заболевание в текущем году, но и способствует меньшему поражению растений в следующем.

Сферотека крыжовника поражает и черную смородину. Особенно большой вред при этом мучнистая роса приносит при поражении точки роста побегов: побеги развиваются слабо и деформируются. Сильно страдает также от сферотеки золотистая смородина, используемая как декоративный кустарник. Кроме того, сферотека может слабо развиваться на красной и белой смородине.

Для борьбы с американской мучнистой росой применяют обработку кустов химикатами, а также ряд мероприятий, уменьшающих запас заразного начала (обрезка побегов, перекопка почвы и т. д.).

Мучнистая роса, вызываемая грибом S. pannosa, имеет две специализированные формы, из которых одна паразитирует на персиках, а другая — на розах.

Мучнистая роса персика поражает листья, плоды и побеги растения, на которых вначале развивается белый паутинистый, затем плотный темнеющий налет. Конидии образуются обильно, клейстотеции развиваются редко.

Пораженные листья скручиваются и отмирают, побеги искривляются, концы их засыхают, плоды растрескиваются и загнивают.

Возбудитель мучнистой росы персика перезимовывает на пораженных побегах в стадии грибницы, на которой весной отчленяются конидии. Клейстотециев образуется очень мало, к тому же споры в них к весне чаще всего гибнут, поэтому роль их в перезимовке гриба весьма невелика. Весной мучнистая роса впервые появляется на листочках тех побегов, где гриб перезимовал. Постепенно гриб захватывает вновь появляющиеся листья, а затем и плоды.

Эта форма гриба поражает также миндаль в Средней Азии, где от нее большей частью страдают деревья, произрастающие в нижней части склонов. В горах число больных растений меньше.

Для борьбы с мучнистой росой обрезают больные побеги и обрабатывают деревья химикатами.

Форма мучнистой росы на розах — один из наиболее вредоносных паразитов этих растений. Он поражает побеги, листья, бутоны (рис. 90). Биология возбудителя та же, что у формы того же гриба, поражающего персики.

Мучнистая роса роз распространена повсеместно, как на дикорастущих, так и на культурных розах. В Белоруссии заболевание появляется сначала на сеянцах диких местных видов роз, используемых в качестве подвоя, а затем уже переходит на культурные сорта. В Средней Азии гриб встречается далеко в горах на разных высотах, сильно поражая разные виды шиповника. Устойчивы к мучнистой росе морщинистая и полиантовая розы, негибридные чайные розы секции lutea. Большинство ремонтантных роз, а также центифолиевые и махровые розы сильно страдают от мучнистой росы. У чайных гибридов поражение зависит от сорта. Методы борьбы с мучнистой росой роз те же, что и с мучнистой росой персика.

Два вида из рода сферотека многоядны: они поражают многие растения из разных семейств. Однако внутри этих видов имеются специализированные формы: у S. macularis таких форм более 24, у S. fuliginea — около 82. Указанные виды различаются между собой по строению клейстотециев. Они достаточно широко распространены и паразитируют как на дикорастущих, так и на культурных растениях.

Чаще всего встречаются следующие формы:

S. fuliginea f. cucurbitae паразитирует на различных тыквенных растениях, главным образом в относительно южных районах СССР. Для этой формы характерно быстрое побурение мицелия. Конидии образуются обильно. Клейстотеции довольно редки и появляются в конце вегетации растений.

Рис. 90. Побеги розы, пораженные мучнистой росой.

В средней и северной полосе европейской части СССР мучнистую росу тыквенных чаще вызывает гриб Erysiphe cichoracearum (стр. 135).

S. fuliginea f. taraxaci паразитирует на одуванчиках, в том числе и на кок-сагызе. Зимует гриб в стадии клейстотециев.

Местами различные формы S. fuliginea вредят пионам, ноготкам, дельфиниуму, таволге (рисунок 91) и другим растениям. Биология их не отличается от описанных выше форм.

У S. macularis большой вред приносит форма, поражающая хмель (как обычный, так и японский). При этом плотный слой грибницы покрывает листья, черенки, побеги и шишки. Заболевшие побеги прекращают расти, а шишки буреют, ссыхаются, и в них понижается количество алкалоида лупулина. Зимует гриб в стадии клейстотециев. Для борьбы с болезнью растения обрабатывают серой.

S. macularis f. fragariae — паразит земляники, у которой заболевают листья и ягоды. Паразит зимует в стадиях клейстотециев, а чаще в виде грибницы. Болезнь особенно сильно развивается в условиях высокой влажности. Для борьбы с мучнистой росой землянику обрабатывают серой.

ПОРЯДОК СФЕРЕЙНЫЕ (SPHAERIALES)

Сферейные — один из наиболее обширных порядков среди грибов, насчитывающий несколько тысяч видов. Относящиеся сюда организмы чрезвычайно широко распространены в природе и часто встречаются в огромном количестве в самых различных местообитаниях. Преимущественно это сапрофиты, хотя встречаются и паразиты, иногда даже очень опасные. Однако большинство из этих столь нередких грибов малозаметны. Ботаник, не занимающийся специально микологией, может даже не обратить внимания на черные или темно-коричневые точки, столь обычные на сухой траве, древесине и т. д. А между тем очень часто именно так выглядят плодовые тела или более крупные мицелиальные образования — с т р о м ы — у этих грибов. На почве же или навозе, где еще чаще встречаются представители данного порядка, они вообще незаметны.

Рис. 91. Побеги таволги, пораженные мучнистой росой.

Плодовые тела здесь почти всегда — типичные п е р и т е ц и и. Это мелкие (как правило, диаметром не более 2 *мм*), округлые или грушевидные тельца с полостью внутри, сообщающейся с внешним миром при помощи узкого отверстия на вершине, иногда оттянутой в носик. Отверстие изнутри выложено мелкими волосковидными выростами — п е р и ф и з а м и. Стенки перитециев многослойные. Перитеции могут быть свободными и расположенными под тканью растения, на котором сапрофитно или паразитно обитает гриб. Также они могут быть погруженными в специальные тканевые образования — стромы. На дне полости перитеция располагаются булавовидные или цилиндрические сумки, иногда в виде пучка, иногда плотным слоем; большей частью они перемешаны с бесцветными п а р а ф и з а м и. Сумки, постепенно созревая, вытягиваются, внедряются верхушкой в отверстие перитеция и выбрасывают наружу свои споры. После этого оболочка сумки спадает и ее место занимает следующая. У более примитивных представителей активного выбрасывания спор из перитеция не происходит и споры вследствие расплывания оболочек сумок оказываются прямо в его полости. В дальнейшем они выходят наружу через отверстие перитеция в общей взбухающей слизи или освобождаются при разрушении его стенки.

Для большинства сферейных характерно наличие в сумке специальной поры, предназначенной для активного удаления спор. Ее устройство иногда бывает очень сложным, например у грибов семейства ксиляриевых (Xylariaceae) — так называемый а п и к а л ь н ы й а п п а р а т.

У сферейных оболочка перитеция и строма (где она имеется), за редким исключением, черные или темных тонов. Им свойственна углистая консистенция.

Половой процесс может быть различным. Здесь мы встречаем как примеры типичной для сумчатых грибов картины, так и всевозможные отклонения. Антеридий, например, часто не функционирует или вообще утрачен. Встречается также с п е р м а т и з а ц и я — оплодотворение аскогона самостоятельными клетками — с п е р м а ц и я м и. Последние чаще

образуются экзогенно, по типу конидий, но у некоторых видов возникают эндогенно.

Многие сферейные не имеют конидиального спороношения, но у других оно хорошо развито и может даже преобладать в цикле развития. У некоторых представителей (особенно у паразитических видов) хорошо выражен плеоморфизм — обилие различных конидиальных форм у одного и того же организма.

Перитеции, как и у многих других сумчатых грибов, приходят обычно на смену конидиальному спороношению, характерному в умеренном климате для летнего времени. У паразитов перитеции часто развиваются уже тогда, когда ткань растения-хозяина убита, и гриб перешел к сапрофитному образу жизни.

В настоящее время в порядке сферейных известно около 18 семейств. Некоторые из них мы рассмотрим в ходе дальнейшего изложения. Наиболее примитивные еще мало отличаются от эуроциевых: отсутствует активное выбрасывание спор из сумок, парафиз нет или они быстро исчезают. Встречаются грибы без выходного отверстия перитеция. Таковы семейства хетомиевых (Chaetomiaceae) и меланоспоровых (Melanosporaceae). От хетомиевых берет начало центральное семейство порядка — сордариевые (Sordariaceae). Здесь мы имеем типичные перитеции, свободные или погруженные в субстрат. Строма здесь отсутствует, но сумки имеют вершинные утолщения, связанные с активным выбрасыванием спор. От сордариевых идут две ветви сферейных, имеющих строму. Одна ветвь представлена семействами розеллиниевых (Roselliniaceae) и ксиляриевых (Xylariaceae), у представителей которых строма составлена исключительно из гиф гриба. Апикальный аппарат достигает очень высокого развития. Другая ветвь, идущая от сордариевых, характеризуется тем, что строма образуется не только из гиф гриба, но также из тканей растения, на котором гриб паразитирует или существует сапрофитно. Таковы семейства филлахоровых (Phyllachoraceae), полистигмовых (Polystigmataceae) и диатриповых (Diatrypaceae).

СЕМЕЙСТВО ХЕТОМИЕВЫЕ (CHAETOMIACEAE)

К семейству *хетомиевых* (Chaetomiaceae) относятся наиболее примитивные представители порядка. Эти грибы весьма близки к представителям порядка эуроциевых, поэтому некоторые исследователи вообще относят сюда хетомиевых. Некоторые хетомиевые еще не имеют выходного отверстия перитеция. В перитеции отсутствуют парафизы. Оболочка сумок по всей поверхности равной толщины, без специальных

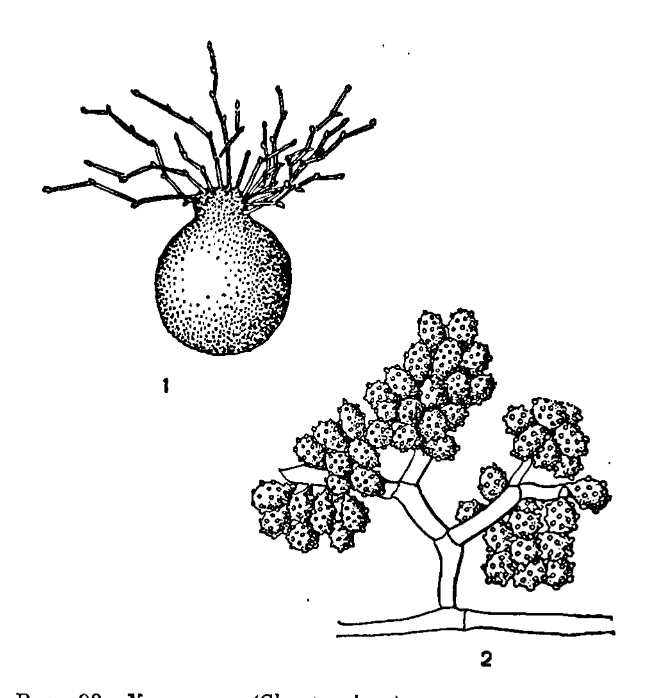


Рис. 92. Хетомиум (Chaetomium):
1 — внешний вид перитеция; 2 — конидиальное спороношение.

образований, связанных с освобождением спор. Она рано разрушается, и зрелый перитеций наполняется массой аскоспор, которые затем в общей слизи выступают наружу. Подобные особенности заставляют считать хетомиевые переходной группой от эуроциевых к типичным сферейным.

Хетомиевые — сапрофиты, обитающие преимущественно на растительных остатках. Они играют определенную роль в разрушении растительного опада на почве (некоторые из них разрушают материалы), обитают на навозе.

На различных субстратах нередко встречаются виды обширного рода *хетомиум* (Chaetomium). Они характеризуются наличием у перитециев волосков, обычно закрученных, простых или разветвленных (рис. 92). Последние могут служить хорошим диагностическим признаком при идентификации видов. Например, они могут быть волнистыми по всей длине или, как у C. murorum, делать на вершине только один или два спиральных завитка; могут оканчиваться бесцветными вздутиями, как у C. zopfii. Окраска их тоже различна: у C. murorum, например, она зеленоватая, у C. cochlioides темно-лимонная, а у одного из его мутантов розовая.

Некоторые виды (например, C. globosum) наносят определенный ущерб хозяйству, разрушая клееные конструкции (фанеру), древесину, бумагу, особенно в условиях жаркого и влажного климата. Среди грибов, являю-

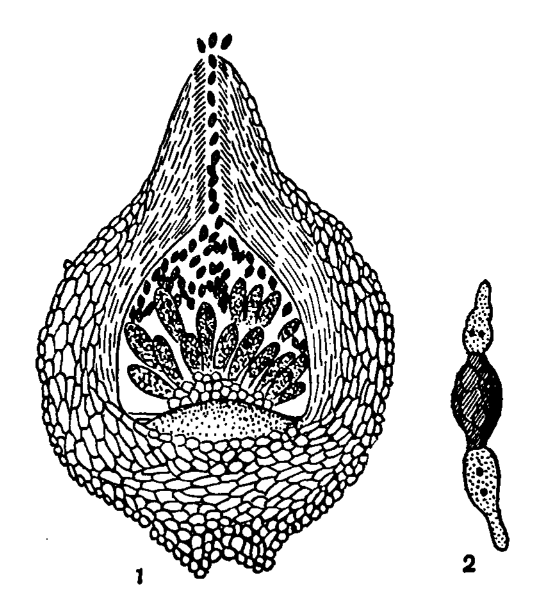


Рис. 93. Меланоспора (Melanospora):
1 — перитеций; *2* — прорастающая аскоспора.

щихся причиной заплесневения одежды, также есть представители этого рода.

Конидиальные спороношения в этом семействе встречаются далеко не у всех видов и могут быть самыми различными.

СЕМЕЙСТВО МЕЛАНОСПОРОВЫЕ (MELANOSPORACEAE)

Второе, тоже довольно примитивное семейство этого порядка — *меланоспоровые* (Melanosporaceae). Сумки у его представителей, как и у хетомиевых, рано ослизняются. Также ослизняются уже имеющиеся здесь парафизы.

Грибы рода *меланоспора* (Melanospora) — сапрофиты на всевозможных разлагающихся субстратах животного и растительного происхождения, реже — паразиты на насекомых или грибах, в свою очередь также паразитирующих на насекомых. Перитеции свободные или погруженные в сплетение гиф. Оболочка зрелых перитециев однослойная, коричневатая или даже светлая, мягкая. Вершина их обычно оттянута в длинный носик (рис. 93) с отверстием на вершине, через которое выталкивается масса аскоспор, освобождающихся при разрушении сумок. Споры коричневатые, с характерным рельефным сетевидным рисунком. Имеется проростковая пора. Клетки гиф многоядерные.

СЕМЕЙСТВО СОРДАРИЕВЫЕ (SORDARIACEAE)

Типичные представители сферейных — формы, объединяемые в семейство сордариевых (Sordariaceae). Разрушения стенок сумок здесь не происходит и споры активно разбрасываются. В большинстве своем это широко распространенные копрофильные грибы, развивающиеся на навозе травоядных животных. Перитеции их черные или темно-коричневые, высотой 1—2 *мм*. Они появляются обычно на смену мукоровым (Mucorales). Перитеции свободные или погруженные в субстрат, гладкие или покрытые мягкими волосками. Цилиндрические сумки внутри них перемежаются с многочисленными парафизами. Однако к моменту созревания спор у многих грибов парафизы исчезают. Споры коричнево-черные, эллиптические, одноклеточные, часто со слизистыми придатками. Характерно наличие специального кольца или круглого валика на вершине сумки — приспособления для активного выбрасывания спор.

С экономической точки зрения это семейство не имеет большого значения, однако некоторые грибы служат излюбленными объектами лабораторных опытов.

Представители рода *сордария* (Sordaria) — копрофильные грибы. Они хорошо растут в культуре на искусственных субстратах. Верхняя часть их сумок снабжена вполне развитым кольцом. Каждая спора имеет одну проростковую пору. Остальная часть споры со всех сторон окружена слоем водорастворимой слизи.

S. fimicola не имеет конидиального спороношения и размножается только аскоспорами. Ученые проводят детальные исследования в области физиологии и генетики этого гомоталличного вида.

Гриб этот образует перитеции рано и в большом количестве, если содержание углеводов становится неблагоприятным для вегетативного роста. Образование плодовых тел обильнее при pH больше 6. Образованию перитециев способствует б и о т и н, у некоторых штаммов — т и а м и н. Биотин служит существенным фактором не только для образования перитециев, но и для образования и созревания сумок. При очень низких концентрациях биотина возникают перитеции без сумок. Наблюдается прямая взаимосвязь между количеством добавляемого биотина и процентом образующихся зрелых аскоспор.

Шейки перитециев у сордарии, как у большинства представителей семейства, положительно фототропичны.

К этому роду очень близки роды *гелазиноспора* (Gelasinospora) и *нейроспора* (Neurospora).

Грибы рода гелазиноспора, как и другие представители семейства,— быстрорастущие грибы. Клетки мицелия у них многоядерные, причем ядра могут переходить через поперечные перегородки из клетки в клетку довольно

легко. Мицелий окрашенный, количество пигмента зависит от вида субстрата. Как и многие другие грибы, виды этого рода нуждаются в биотине для роста и размножения. Ни один из известных представителей рода гелазиноспора не образует настоящих конидий. У некоторых бывают микроконидии, но их роль в воспроизведении вида сомнительна: в культуре они прорастают плохо и растут медленно.

Проводились опыты по скрещиванию Gelasinospora autosteria с Sordaria brevicaulis. Оба вида гетероталличны. В местах соприкосновения мицелиев в некоторых случаях в изобилии возникали перитеции, но сумки в них не развивались.

Из представителей этого рода можно назвать G. cerealis — почвенный гриб, возможно, вызывающий полегание пшеницы и овса. Его аскоспоры (в сумке их 8, как и у большинства сумчатых грибов) к моменту созревания становятся двуклеточными. У копрофильного вида G. tetrasperma каждая сумка имеет по 4 споры, в каждой из которых содержится по 2 ядра.

Грибы рода нейроспора чаще встречаются в конидиальной стадии, образуя микроконидии, а также скопления оранжевых или розовых конидий. Мицелий состоит из обильно ветвящихся гиф, клетки которых всегда одноядерные. Перитеции здесь, в отличие от большинства сферейпых, светлые. Эти грибы широко распространены в природе (особенно в почве) и издавна являются излюбленными объектами генетических исследований. Такой вид, как *нейроспора густая* (N. crassa), — пожалуй, наиболее популярный объект среди гаплоидных организмов, подобно тому как муха дрозофила — среди диплоидных.

На нейроспоре густой был особенно успешно применен тетрадный анализ, т. е. анализ, проводимый по гаплоидным продуктам мейоза. Этот метод дает возможность анализировать гаплоидные особи, развивающиеся из аскоспор; он впервые позволил непосредственно доказать, что менделевское расщепление является закономерным ходом мейоза, что оно представляет не статистическую, а биологическую закономерность. Этот метод позволил определить результаты кроссинговера непосредственно по гаплоидным продуктам мейоза, что необходимо для доказательства соответствия рекомбинантных зигот кроссинговерным гаметам.

Гриб N. sitophila издавна в изобилии встречался в пекарнях. На рынках Явы долгое время пользовались спросом арахисные пирожные, окрашенные в оранжевый цвет этим грибом. Он также использовался в лабораториях, но очень скоро стал настоящим бичом, так как благодаря легко разносимым конидиям и быстрому росту он моментально распространялся по помещениям, заражая культуры (подобно злостным сорнякам на полях) и срывая опыты. Поскольку этот гриб нередко выделяется из почвы, все время существует опасность появления его в лабораториях, где так или иначе имеют дело с почвой. В случае его появления принимают самые строгие меры: временное прекращение работ, обработку помещения и посуды формалином и т. д.

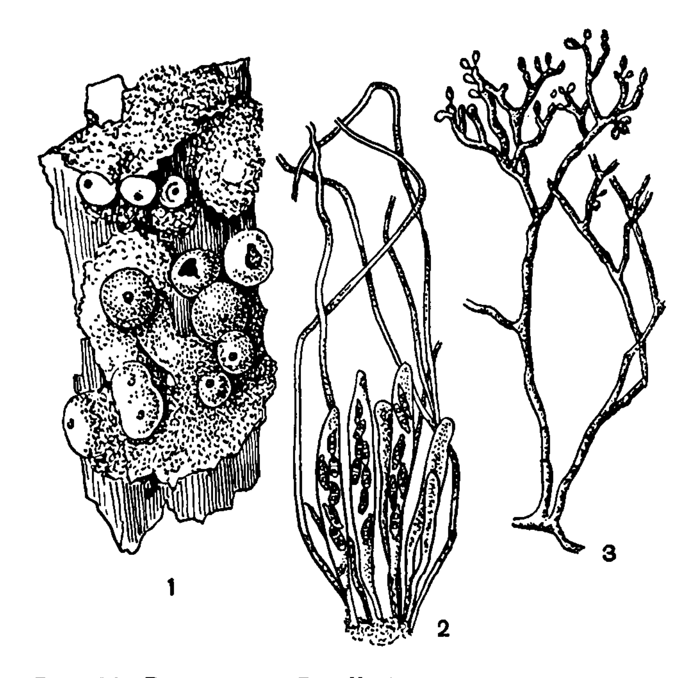


Рис. 94. Розеллиния (Rosellinia):

1 — перитеций; *2* — сумки и парафизы; *3* — конидиальное спороношение.

Перитеции нейроспоры часто бывают недоразвитыми. В этом случае их называют с к л е р о ц и я м и.

У сордариевых, группируемых в род *плевраге* (Pleurage), споры снабжены шнуровидными слизистыми придатками, способствующими приклеиванию их к окружающим предметам, главным образом к траве.

СЕМЕЙСТВО РОЗЕЛЛИНИЕВЫЕ (ROSELLINIACEAE)

Наиболее примитивные представители строматических сферейных объединяются в семейство розеллиниевых. Строма у них развита еще очень слабо. Некоторые микологи даже не считают за строму рыхлое сплетение гиф, характерное для этих грибов.

Из разных частей света известно около 200 видов рода *розеллиния* (Rosellinia), встречающихся преимущественно на древесине и коре (рис. 94). Подавляющее большинство этих грибов — сапрофиты, но есть и несколько опас-

ных паразитов. Например, R. aquila вызывает загнивание шелковицы, R. quercina поражает дуб, R. necatrix заражает виноградные лозы, а также плодовые деревья (яблони, груши, сливы, абрикосы), иногда шелковицу и кофейное дерево. После того как пораженные органы растения-хозяина (преимущественно корни) отмирают, гриб продолжает свое развитие, образуя коричневые склероции, превращающиеся затем в пикниды с конидиеносцами, отчленяющими бесцветные конидии. Наконец, образуются перитеции, почти округлые, только на вершине оттянутые в сосочковидный выступ, на котором имеется отверстие. Основание их более или менее погружено в рыхлое сплетение гиф. Между сумками расположены многочисленные нитевидные парафизы.

От R. quercina страдают молодые дубы. Гриб поражает их корни, почему и называется «дубовым корнегубителем». Болезнь эта наиболее распространяется на северо-западе ФРГ в сырые, дождливые годы. Молодые (однолетние и трехлетние) дубки увядают, сохнут и гибнут. Отмирание начинается с верхушки стеблей. На корнях увядающего растения можно разглядеть черные шарики величиной с булавочную головку — склероции. Кроме того, местами на корне заметны еще нежные, нитевидные, ветвящиеся тяжи, состоящие из слабо сросшихся гиф. Они протягиваются в почве от одного корня к другому и служат для распространения гриба. Если дубки со склероциями посажены летом в сырую почву, то склероции дают начало паутинистому мицелию, который распространяется по поверхности почвы. Гифы, достигнув корней, обвивают их, проникают внутрь до самой сердцевины и довольно быстро убивают дерево. В живых паренхимных клетках коры гифы разрастаются, заполняя их полость плотным сплетением. Старые части корня защищены от проникновения мицелия пробковой тканью, но в случае повреждения (особенно при отрывании боковых корешков) они могут также поражаться. Летом на внешнем мицелии, образовавшемся из склероция, развиваются конидиеносцы с конидиями. На таком же мицелии развиваются перитеции в виде черных точек. Аскоспоры прорастают только на следующий год, тогда как конидии прорастают тем же летом и обычно разносятся мышами.

Достаточно распространена во многих странах Старого и Нового Света так называемая «плесневая болезнь», или «белая гниль», винограда и фруктовых деревьев, вызываемая R. necatrix. Она известна во Франции, Алжире, Тунисе, США (штаты Миссури, Пенсильвания, Северная и Южная Каролина, Техас, Калифорния), а также во многих других местах. В нашей стране встречается в первую очередь в Крыму и Молдавии.

Все разводимые виды и сорта винограда подвержены этому заболеванию (конечно, в разной степени). Этим грибом также поражаются почти все плодовые деревья, помимо этого круг растений-хозяев гриба охватывает розы, дуб, бобы, картофель, ель, сосну и другие растения. Наиболее сильно гриб развивается в сырых местах, чаще всего на глинистых и мергелистых почвах, переувлажненных. На таких почвах высшие растения бывают ослаблены из-за недостатка железа и марганца. Хотя общее количество железа может быть велико (так же как и марганца), эти элементы, особенно железо, находятся в форме двухвалентных ионов и не только недоступны для растения, но и оказывают токсическое действие. По склонам холмов, на аллювиальных песках, известковых и гранитных почвах заболевание растений наблюдается сравнительно реже.

Первоначально поражение винограда этим грибом легко можно спутать с поражением филлоксерой или с хлорозом. Заболевшее растение у основания начинает более обильно ветвиться. Листья его становятся мельче, более изрезанными, а потом желтеют и отмирают. В дальнейшем основание стебля становится бурым, ноздреватым и с этого места легко отпадает кора. Если срезать стебель у основания, из среза в изобилии, особенно весной и осенью, вытекает черное вещество, дающее реакции на сахар. Виноград погибает через 15—19 месяцев, фруктовые деревья — через 24—36 месяцев. Это заболевание передается от одного растения к другому сравнительно медленно, но в густых насаждениях оно может распространяться быстрее.

Гриб может жить в почве как сапрофит. При благоприятных условиях мицелий появляется на поверхности корней, а также в виде тяжей, похожих на корни,— ризоморф (подобно ризоморфам опенка). Достигнув молодого корня, гриб убивает его и затем проникает в более старый корень, разрастаясь в его коре также в виде ризоморф, теперь уже внутренних. Ризоморфа ветвится, образуя клубневидные склероции и разрывая местами кору, где выходит наружу и развивается либо в паутинистый мицелий, либо в ризоморфу. Во время паразитной жизни гриба никаких спороношений не развивается. Только после гибели растения-хозяина, в сапрофитных условиях, он начинает развивать конидиеносцы с конидиями и плодовые тела, покрывая ими поверхность пораженных органов.

Ветвистые темные конидиеносцы появляются пучками на склероциях и мицелии (рис. 94,3). Перитеции появляются по нескольку на скле-

роциях. Они почти шаровидные, сверху слегка сплюснутые, с небольшим носиком. Оболочка их черная, углистая, ломкая. Споры черно-бурые, одноклеточные. Сумки перемежаются с многочисленными парафизами (рис. 94,*1*,*2*).

В качестве мер борьбы может быть эффективным дренирование почвы, а также уничтожение больных растений до их гибели, пока гриб не начал развивать спороношений.

СЕМЕЙСТВО КСИЛЯРИЕВЫЕ (XYLARIACEAE)

Наиболее развитые стромы, состоящие исключительно из гиф, характерны для грибов из обширного семейства ксиляриевых (Xylariaceae).

У грибов рода *нуммулярия* (Nummularia) строма округлая, дисковидная, аморфно-корковатая, черная. Таков гриб нуммулярия дискретная (N. discreta). Он обычно встречается на засохших ветвях и стволах рябины, яблони и других лиственных пород, где образует стромы в виде выступающей из-под коры плоской, черной, округлой чашечки с утолщенным шероховатым краем. Этот гриб не всегда существует сапрофитно и иногда поражает живые яблони, вызывая у них так называемый «иллинойский рак». Для стран Старого Света это заболевание не указывалось.

У других грибов строма развивается целиком на поверхности. Однако у *устулины* (Ustulina) она, как и у представителей предыдущего рода, еще не имеет определенной формы. U. vulgaris покрывает поверхность стволов и ветвей сухих деревьев черными волнистыми корками часто внушительных размеров. Сначала они мягкие и покрыты конидиальным гимением, но затем становятся хрупкими, черными, углистыми. Близкий вид U. zonata вызывает заболевание корней гевеи и чайных кустов.

У более развитых родов, таких, как *гипоксилон* (Hypoxylon) (рис. 95, табл. 18) и *дальдиния* (Daldinia), стромы постепенно приобретают более четкую форму. Они полукруглые или клубневидные. Однако молодые стромы выглядят еще в виде корковидных образований, напоминая стромы устулины. В некоторых случаях они могут оставаться такими. На мицелии обоих этих родов образуются очень изящные, часто характерно ветвящиеся конидиеносцы. Конидии возникают или по бокам их, как у Hypoxylon unitum, или, как у H. fuscum и H. coccineum, на вершине, в плотной небольшой головке. Иногда конидиеносцы группируются в к о р е м и и. Обычно конидиеносцы встречаются по всему мицелию; реже они приурочены к поверхности молодой стромы. Во всех случаях перитеции развиваются после исчезновения конидиального спороношения.

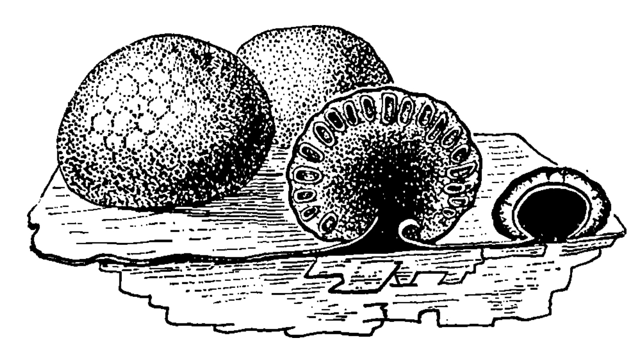


Рис. 95. Гипоксилон (Hypoxylon). Внешний вид стромы.

Оба вида обитают в основном на гниющей древесине и сухих ветвях. У гипоксилона стромы гомогенные, у дальдинии они состоят из концентрических кругов. Отсюда и название очень обычного представителя этого рода — дальдиния концентрическая (D. concentrica).

Наиболее развитыми в этом семействе являются грибы родов *ксилярия* (Xylaria), *тамномицес* (Thamnomyces) и *порония* (Poronia). Строма их расчленена на стерильную и фертильную части.

Род ксилярия — космополит, но особенно широко представлен в тропиках. Грибы этого рода встречаются преимущественно на мертвой древесине, значительно реже на навозе или сухих плодах (например, X. carpophila — на орешках бука). Из аскоспор развивается обширный мицелий, гифы которого объединяются в толстые тяжи. Последние показывают интенсивный гелиотропизм, так что, даже начав

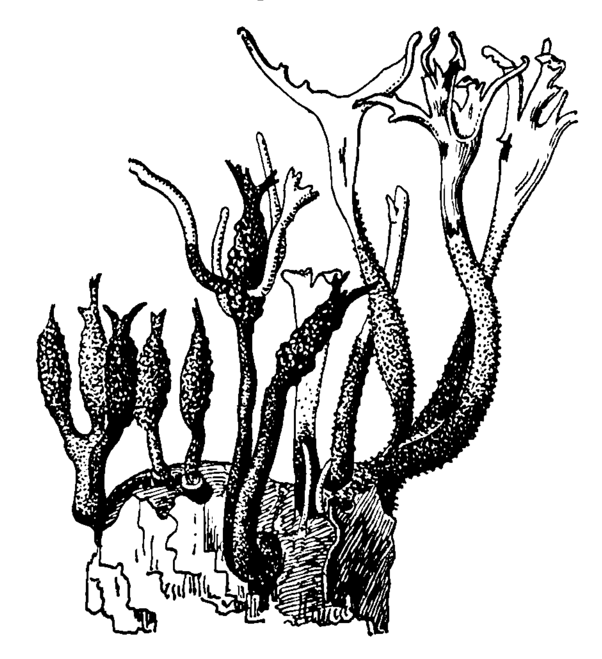


Рис. 96. Ксилярия (Xylaria). Внешний вид стромы.

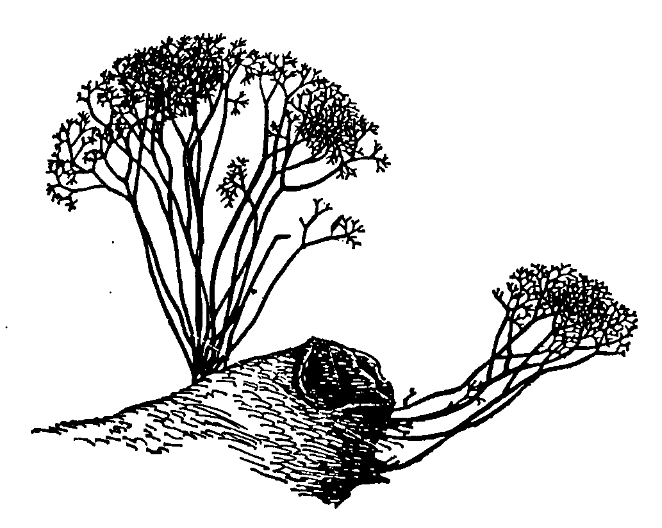


Рис. 97. Тамномицес (Thamnomyces). Внешний вид стромы.

развиваться под корой или стволом дерева, они легко выходят на открытое пространство. Постепенно они развиваются в цилиндрические булавовидные или ветвящиеся стромы (рис. 96, табл. 18). Растущая вершина стромы долгое время остается белой, покрытой правильным палисадным слоем конидиеносцев. Последние бывают одноклеточными и многоклеточными. В первом случае они отчленяют яйцевидные конидии, во втором на их вершине образуются веретеновидные конидии. У грибов двух американских видов (X. tentaculata и X. trachelina) конидиальные структуры возникают не непосредственно от стромы, а на специальных веточках, которые растут наподобие коремий от разветвлений стромы. Спустя большой промежуток времени, после того как исчезнут конидиальные структуры (обычно весной следующего года), ветви стромы булавовидно утолщаются в верхней части и образуют перитеции.

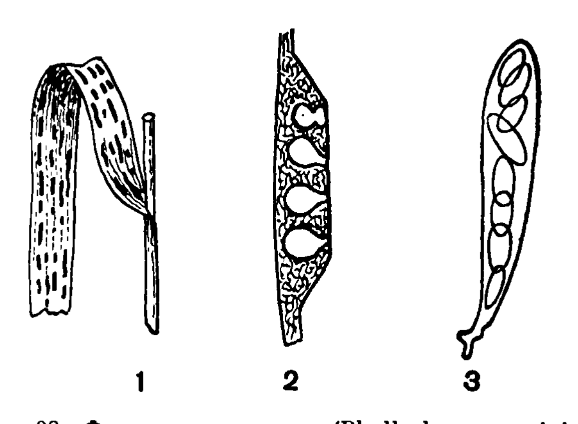


Рис. 98. Филлахора злаковая (Phyllachora graminis): 1 — пораженное растение; 2 — разрез стромы с перитециями; 3 — сумка.

Thamnomyces chamissonis (рис. 97) развивается на сухой, еще не разложившейся древесине, лежащей на земле в лесах. Стромы его растут сперва в виде тонких (диаметром 1—2 *мм*), волосовидных образований, группирующихся в кустики, иногда довольно большие. Примерно до высоты 7 *см* они растут не ветвясь. Затем они последовательно 5—6 раз дихотомически ветвятся, причем ветвь каждого последующего порядка тоньше и короче предшествующей. Таким образом возникают «деревца» до 11 *см* высоты. Каждая из конечных веточек слегка утолщается и содержит по одному перитецию с плотной углистой стенкой.

Род порония отличается от других родов семейства: у его грибов спороносная часть стромы дисковидно разрастается. Наиболее распространенный в северном полушарии вид этого рода — P. punctata — встречается на старом конском навозе, из которого часто высовываются только фертильные диски гриба. Сперва на них развиваются светло-серые конидии, позже — перитеции.

Среди семейств, где строма составлена не только из гиф гриба, но и с привлечением тканей растения-хозяина, также можно выделить более примитивные и более высокоорганизованные.

СЕМЕЙСТВО ФИЛЛАХОРОВЫЕ (PHYLLACHORACEAE)

Переходной группой от сферейных со свободными перитециями к формам с перитециями, погруженными в строму, в данном случае является семейство *филлахоровых* (Phyllachoraceae). Некоторые грибы единственного относимого сюда рода *филлахора* (Phyllachora) при определенных условиях образуют строму.

Черные округлые перитеции погружены в ткань листа. Стенки сумок равномерно утолщены и имеют по большой по́ре на вершине. Сумки перемежаются с многочисленными нитевидными парафизами.

В роде около 200 видов. Из них широко известна *злаковая филлахора* (P. graminis), паразитирующая на злаках. Этот гриб образует на листьях многих злаков мелкие, слегка блестящие роговые пятна (рис. 98). Он встречается преимущественно на пырее, просе, еже, костре, тимофеевке, а также на осоке и ожике. Обычно все листья пораженного растения бывают покрыты пятнами, являющимися стромами разнообразной величины и формы. Стромы состоят из многочисленных, очень тонких гиф, идущих между клетками листовой паренхимы. Сосудистые пучки при этом остаются нетронутыми. Гифы заполняют внутри и клетки эпидермиса, образуя прочный покровный слой.

В сырую погоду, особенно во влажных местах, значительный вред клеверу может причинить P. trifolii. Гриб образует на нижней стороне листьев многочисленные мелкие черные матовые пятна, вследствие чего болезнь известна как «почернение клевера». Каждое пятно состоит из многочисленных полушаровидных бугорков, представляющих собой пучок прямостоячих конидиеносцев, выходящих через разрыв эпидермиса листа. Некоторое время пораженные листья остаются зелеными, потом желтеют и сохнут. К осени, во время листопада, на них под конидиальной стромой образуется другая, черная строма. На ней развиваются сначала пикниды, потом перитеции.

СЕМЕЙСТВО ПОЛИСТИГМОВЫЕ (POLYSTIGMATACEAE)

К филлахоровым близки представители семейства *полистигмовых* (Polystigmataceae). Перитеции и стромы их также располагаются внутри растения-хозяина, только строма более развита.

На листьях сливы, вишни, черешни можно наблюдать ярко-красные мясистые пятна, видимые с обеих сторон листа. Иногда эти пятна мелкие, иногда занимают половину листа или целый лист. Это стромы гриба *полистигма* (Polystigma). Летом в них развиваются пикниды с изогнутыми конидиями, осенью и весной, уже на опавших листьях,— перитеции. Аскоспоры бесцветные, эллиптические. Попав на молодые листья, они прорастают, вызывая новое поражение.

Наиболее распространен вид P. rubrum — возбудитель «ожога» листьев черешни, сливы и вишни. Мицелий, разрастаясь в ткани листа, гипертрофирует ее: мезофилл сильно разрастается и не содержит хлорофилла. Между его клетками и через них проходят красные ветвистые гифы, которые придают красный цвет пятну. Летом на нижней стороне пораженной части листа бывают заметны многочисленные точечные отверстия, ведущие в грушевидные полости,— пикниды, по стенкам которых отчленяются многочисленные изогнутые конидии. Они выходят на поверхность в виде беловатой капельки. В июле — августе в строме закладываются спиральные аскогоны, лишенные трихогины. Антеридии отсутствуют. Копуляция осуществляется приблизительно в декабре на отмерших листьях на земле. При этом между двумя сестринскими клетками аскогона (между многоядерной «мужской» и одноядерной «женской») возникает пора, через которую одно из «мужских» ядер переходит в «женскую» клетку и образует с ее ядром дикарион. Дальнейшее развитие аскогенных гиф и перитеция идет нормальным путем. Строма при этом буреет. Весной перитеции уже зрелые, и из них начинают выбрасываться эллиптические бесцветные аскоспоры. Попав на молодой лист, спора прорастает, и уже через 6 недель на этом месте возникает пятно с пикнидами.

Конидии (пикноспоры), развивающиеся в пикнидах P. rubrum, прорастают с большим трудом. Предполагают, что они являются спермациями, утратившими в настоящее время свою функцию и неспособными оплодотворять аскогон.

В случае массового развития гриб может причинять растениям существенный вред. Некоторую пользу для предупреждения заболевания может оказать сбор и сжигание опавших пораженных листьев.

СЕМЕЙСТВО ДИАТРИПОВЫЕ (DIATRYPACEAE)

Одним из характерных признаков семейства диатриповых является то, что аскоспоры этих грибов часто имеют вид колбасы с перетяжками (а л л а н т о и д н ы е). Обычно они одноклеточные, желтоватого цвета. Сумки булавовидные или цилиндрические, с длинными, суживающимися основаниями. В перитеции они образуют отчетливый гимениальный слой, где перемежаются с парафизами. Последние со временем ослизняются.

У наиболее примитивных форм этого семейства — грибов рода *эутипа* (Eutypa), обитающих на лишенной коры древесине, перитеции еще практически свободны. Их объединяет только черная корка мицелиального происхождения.

Главный род семейства — *диатрипе* (Diatrype), насчитывающий свыше 100 видов. У этих грибов довольно четко выражено разделение стромы на верхнюю и нижнюю части. Верхняя, сосочкообразная часть (э к т о с т р о м а) залагается под перидермой дерева и служит главным образом для ее прорыва. Кругом основания эктостромы, на плоском ложе, образуются конидии. Позднее, после ее разрушения или отпадения, разрастается закладывающаяся под ней внутренняя часть стромы (э н д о с т р о м а), в которой развиваются перитеции (рис. 99).

D. disciformis обитает в качестве паразита на ветвях бука, впоследствии развиваясь уже сапрофитно на убитых тканях. Строма гриба плоская, диаметром около 2 *мм*, располагается она между паренхимой коры и перидермой хозяина. Возникающая сначала эктострома несет на себе конидиальное спороношение. Вследствие своей твердой консистенции и быстрого роста она оказывает такое давление на перидерму, что та приподнимается в виде плоских пустул. По краю стромы расположены полости, внутрь которых растут конидиеносцы, отделяя

огромное количество мелких гиалиновых конидий, в массе кажущихся желтыми или мясисто-красными. За счет растяжения перидерма лопается и конидии высвобождаются через разрыв. Постепенно эктострома расплывается и отмирает, и в то же время развивается эндострома, в которой залагаются перитеции (их около 50). Верхний слой эндостромы превращается в жесткую корку, окружающую шейки перитециев.

У грибов, относящихся к родам *криптосферия* (Cryptosphaeria), *вальсария* (Valsaria) и *антостома* (Anthostoma), наблюдается тенденция к редукции эндостромы. Ножки сумок становятся короче, при этом увеличиваются в размере нитевидные парафизы.

Очень часто у строматических сферейных развитие стром наблюдается только при благоприятных условиях. В случае внезапного наступления засухи развитие может остановиться на какой-либо из начальных стадий, так что наблюдатель может обнаружить только стерильную склероциальную плектенхиму под перидермой, иногда с остатками конидиального спороношения. При этом различия между экто- и эндостромой практически стираются.

Многие представители этого порядка перешли к совместному существованию с водорослями и в настоящее время уже не существуют самостоятельно. Они составляют основную массу пиреномицетных лишайников (Pyrenolichenes) и будут упомянуты при рассмотрении лишайников.

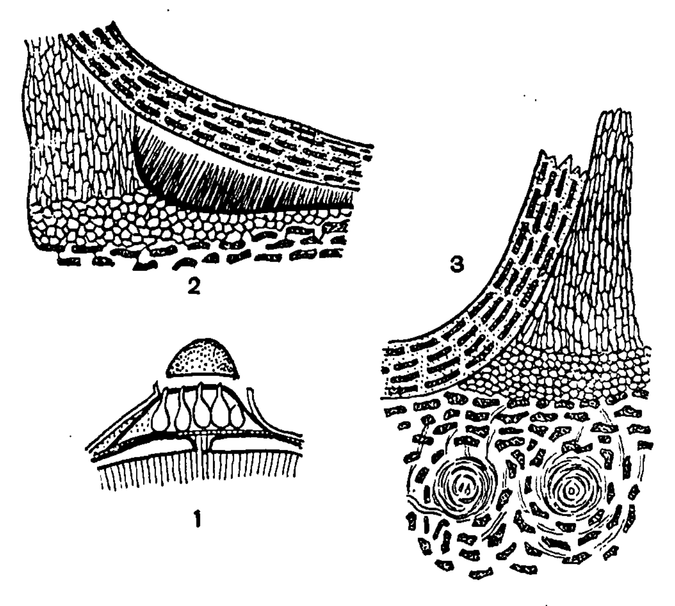


Рис. 99. Диатрипе (Diatrype):

1 — схематический разрез через экто- и эндострому; *2* — разрез части эктостромы с конидиальным спороношением у ее основания; *3* — разрез развивающейся эндостромы.

ПОРЯДОК ДИАПОРТОВЫЕ (DIAPORTHALES)

Плодовые тела грибов из порядка диапортовых формируются, как и у большинства сферейных, на растительных остатках (отмерших листьях, ветвях, коре деревьев и кустарников и т. д.). Эти грибы, в отличие от представителей других порядков пиреномицетов, образуют перитеции, погруженные либо в ткань питающего растения, либо в специальное образование — строму. Наружу выходит только носик (шейка) перитеция, служащий для вывода зрелых аскоспор. Перитеции имеют плотную кожистую консистенцию и окрашены в темно-бурый или черный цвет. Шейка перитеция выстлана короткими гифами — перифизами. Сумки образуют на дне перитеция гимениальный слой, однако парафизы отсутствуют.

Характерной особенностью порядка являются сумки с непостоянной, временной и растворяющейся при созревании ножкой, в результате чего в зрелых перитециях они свободно расположены в слизи. Вершина сумки утолщена и снабжена в центре узким каналом, через который выходят наружу аскоспоры. Сумки булавовидные или цилиндрические, унитуникатные. Центр молодого, развивающегося плодового тела заполнен сплетением гиф, но по мере развития сумок это сплетение разрушается, не оставляя даже парафиз и превращаясь в слизь прежде, чем перитеций завершит свое развитие.

Аскоспоры — одноклеточные или двухклеточные, бесцветные, эллипсоидальные или веретеновидные.

Как уже выше упоминалось, перитеции могут быть погружены в стромы, которые или образуются за счет одного мицелия, или включают в себя также часть элементов субстрата.

Различают два типа стромы — вальсоидную и диатрипоидную, от наименования родов *вальса* (Valsa) и *диатрипе* (Diatrype), у которых были описаны эти типы стромы.

Вальсоидная строма представляет проросший, пронизанный мицелием гриба, полуразрушенный, иногда мало измененный субстрат (кора или древесина), в котором образуются перитеции. Вальсоидная строма часто ограничена в субстрате черной каймой.

Диатрипоидная строма — это мицелиальное образование, состоящее из двух дифференцированных частей — экто- и эндостромы. Эктострома развивается между коровой паренхимой и перидермой растения-хозяина, которая вследствие разрастания эктостромы разрывается. Эндострома образуется на месте разрушенной грибом коровой паренхимы. Перитеции образуются в эндостроме.

Вальсоидная строма по очертаниям может быть округлая, конусовидная, подушковидная, содержащая много камер (от 8 до 30 перитециев). Диатрипоидная строма характеризуется неопределенностью очертаний, распростертостью, охватывает широкие участки субстрата, вызывая его почернение.

Для диапортовых грибов характерно (как и для многих других сумчатых грибов) развитие их плодовых тел (перитециев) сапрофитно, на растительных остатках, тогда как конидиальные (несовершенные) стадии многих диапортовых грибов развиваются на живых растениях, главным образом на листьях и плодах, вызывая серьезные и опасные заболевания плодовых и ягодных растений.

Большинство систематиков разделяет порядок диапортовых на 3 семейства.

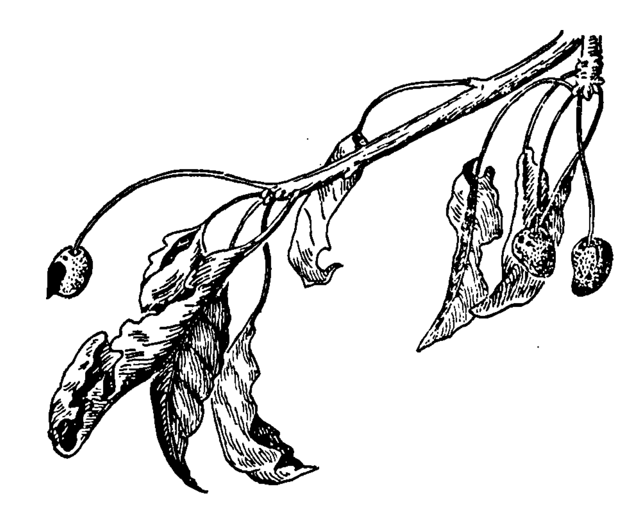


Рис. 100. Ветвь вишни, пораженной грибом гномония красноустьичная (Gnomonia erythrostoma).

СЕМЕЙСТВО ГНОМОНИЕВЫЕ (GNOMONIACEAE)

Перитеции погружены в субстрат, но имеют выступающие наружу носики, служащие для выхода созревших аскоспор. Сумки характеризуются утолщенной вершиной, через которую проходит канал для вывода спор. Аскоспоры бесцветные, двухклеточные, парафизы отсутствуют.

С хозяйственной точки зрения к наиболее важным видам относятся *гномония красноустьичная* (Gnomonia erythrostoma) — возбудитель скручивания листьев вишни и черешни, *гномония тонкозаостренная* (G. leptostyla) — возбудитель антракноза (сухая гниль) грецкого ореха, гномония венета (G. veneta) — возбудитель бурой пятнистости листьев каштана, *гномония вязовая* (G. ulmea) — возбудитель антракноза платана и листовой пятнистости вяза, а также многие другие виды этого рода. Конидии паразитирующей стадии грибов этого семейства образуются либо в ложах, либо в пикнидах, в силу чего их несовершенные стадии относятся соответственно к порядкам *меланкониевых* (Melanconiales) и *сферопсидных* (Spheropsidales) несовершенных грибов.

Гномония красноустьичная (Gnomonia erythrostoma) вызывает побурение, скручивание и засыхание листьев черешни, реже вишни и сливы, а частично деформацию плодов, главным образом у черешни. В начале лета (в июне — июле) на листьях появляются диффузные красноватые пятна с желтоватым краем, которые со временем увеличиваются в размерах и приобретают коричневую окраску. Листья складываются по срединной жилке нижней стороной внутрь и засыхают. Черешки крючковидно сгибаются вниз, и в таком состоянии листья часто остаются висеть на ветвях до будущей весны (рис. 100). Такое продолжительное изменение листьев на деревьях — характерная особенность этого заболевания. Значительно реже наблюдается поражение плодов, проявляющееся в появлении пятен и деформации, причем деформируется только одна половина плода, тогда как другая развивается нормально. Больные листья с нижней стороны покрываются пикнидами (в конидиальной стадии этот гриб называется *септория бледная* (Septoria pallens), с нитевидными, бесцветными, искривленными конидиями. На тех же самых листьях почти одновременно с созреванием пикнид в тканях листа образуются плодовые тела сумчатой стадии — перитеции. Процесс их образования длится в течение всей зимы. Перитеции располагаются в паренхиматозной ткани и открываются на нижнюю сторону листа своими устьицами. Аскоспоры созревают весной и распыляются в то время, когда раскрываются молодые листья, которые непосредственно подвергаются заражению. Это заболевание распространено во всех странах Европы.

Гномония тонкозаостренная (Gnomonia leptostyla) вызывает антракноз различных видов грецкого ореха. Заболевание поражает отдельно стоящие деревья сильнее, чем растущие на плантации. Поражение проявляется на плодах, листьях, молодых ветвях (рис. 101, табл. 18). На листьях симптомы проявляются на обеих сторонах листовой пластинки в виде округлых или неправильной формы пятен коричневого цвета с желтоватым краем. Пятна вначале мелкие, разбросанные по всей поверхности листа, со временем сливаются и тогда увеличиваются до 2 *см* в диаметре. В случае первичной инфекции они группируются на вершине листа, по его краям и вдоль срединной листовой жилки. Пораженные листья прежде-

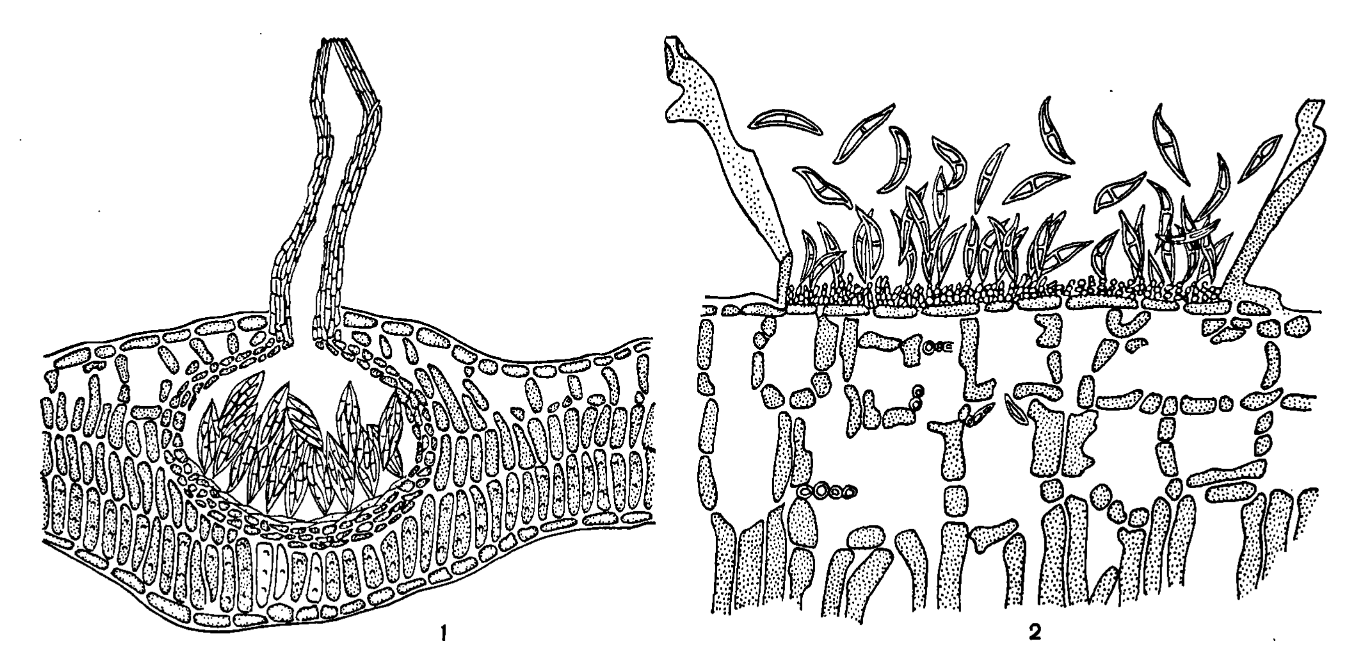


Рис. 101. Разрез ложа гриба гномонии тонкозаостренной (Gnomonia leptostyla):
1 — сумчатое спороношение; 2 — конидиальное спороношение.

временно опадают. На плодах заболевание проявляется в виде черновато-коричневых пятен, неравномерно расположенных на их поверхности. Гриб проникает в экзокарп, но иногда достигает эндокарпа, что приводит к отмиранию семени. В большей степени поражаются молодые плоды. На молодых ветвях поражение проявляется в виде четких, удлиненных, обычно изолированных пятен коричневого цвета. Со временем они приобретают вид раковых открытых образований. Пораженные ветви засыхают. Особенно сильно болезнь развивается в теплую и влажную погоду (обычно в мае). На нижней стороне пораженных листьев формируются плоские или слегка выпуклые конидиальные спороношения гриба (ложа) в виде мелких точек пепельно-серого цвета и видимые невооруженным глазом. Это развивается несовершенная стадия патогена — *марсонина ореховая* (Marssonina juglandis). Через разрывы кутикулы листа наружу выходят многочисленные изогнутые и заостренные на концах двухклеточные конидии гриба. В конце зимы на мертвых, опавших листьях и плодах формируются перитеции с выходящими на поверхность пораженной ткани устьицами. В перитециях образуются бесцветные, веретеновидные, разделенные поперечной перегородкой пополам аскоспоры. Весной (в начале мая) аскоспоры, вылетая из перитеция, заражают молодые листья, возобновляя таким образом заболевание в новом вегетационном периоде.

Возбудитель болезни распространен во всех странах Европы и в Северной Америке. При поражении плодов зараженный участок резко отстает в росте, высыхает и растрескивается. Больные плоды преждевременно опадают.

Гномония дубовая (Gnomonia quercina) с конидиальной стадией *глеоспорий дубовый* (Gloeosporium quercinum) — вызывает бурую пятнистость листьев дуба. На пораженных листьях появляются бурые или буровато-зеленые пятна неправильной формы. Они часто сливаются, захватывая значительную часть площади листа. На некрозах появляются бурые или желтые крапинки — конидиальные ложа гриба, которые вначале располагаются под прикрытием эпидермиса, но затем по мере накопления конидий разрывают его и выходят наружу. Конидии овальной или иногда булавовидной формы. На тех же пораженных участках весной появляются перитеции с двухклеточными аскоспорами, причем одна из клеток значительно крупнее другой.

Гриб может паразитировать также на ветвях и желудях, но основной вред его проявляется в преждевременном опадении листьев, что ведет к ослаблению деревьев и отставанию их в росте.

При поражении желудей гриб вызывает а н т р а к н о з (сухую гниль) желудей. На поверхности пораженных семядолей появляются бурые или серовато-бурые пятна с четко ограниченными краями, на месте которых со

временем образуются небольшие ямки. Полностью пораженные семядоли чернеют. Широко распространенный антракноз поражает желуди главным образом во время хранения. Больные семена в значительной степени теряют всхожесть, и, кроме того, они служат источником инфекции, которая передается на листья дубов.

Родственный предыдущему гриб — Gnomonia veneta — причина бурой пятнистости листьев платана. Заболевание вызывает конидиальная стадия этого патогена — *глеоспорий жилковый* (Gloeosporium nervisequum). На жилках пораженных листьев располагаются некротические пятна. На больных деревьях происходит преждевременное опадение листьев, а при развитии на молодых веточках возбудитель вызывает образование неглубоких язвочек.

На листьях липы часто встречается гриб *глеоспорий липовый* (Gloeosporium tiliae) — это конидиальная стадия гриба *гномонии липовой* (Gnomonia tiliae). Заболевание проявляется в виде светло-бурых, округлых или неправильных по форме пятен на листьях, листовых черешках и молодых побегах. Пятна окружены темной каймой. Ложа с одноклеточными, бесцветными и заостренными на концах конидиями образуются на верхней стороне листа. Перитеции формируются на опавших листьях и содержат двухклеточные, с неравными клетками аскоспоры.

СЕМЕЙСТВО ДИАПОРТОВЫЕ (DIAPORTHACEAE)

Перитеции погружены в строму диатрипоидного типа. Характерные черты семейства полностью совпадают с характеристикой порядка. Бо́льшая часть видов этого семейства входит в состав рода *диапорте* (Diaporthe). Для видов этого рода обнаружена прямая взаимосвязь несовершенной стадии с сумчатой. Конидиальная стадия диапорте относится к роду *фомопсис* (Phomopsis), грибы которого вызывают многие серьезные заболевания различных растений. Экономическое значение имеют *диапорте вредный* (Diaporthe perniciosa) — возбудитель рака плодовых деревьев и бурой гнили плодов, *диапорте неясный* (D. ambigua) — возбудитель рака ветвей груши, D. vexans, вызывающий гниль плодов баклажана и многие другие паразитические виды. В семейство диапортовых входят также другие роды, например *гломерелла* (Glomerella) и *эндотия* (Endothia), среди которых много фитопатогенных видов: *гломерелла опоясанная* (Glomerella cingulata) — возбудитель горькой гнили плодов яблони и груши, G. lindemuthiana — возбудитель антракноза бобов, *эндотия паразитическая* (Endothia parasitica)— возбудитель рака коры каштана.

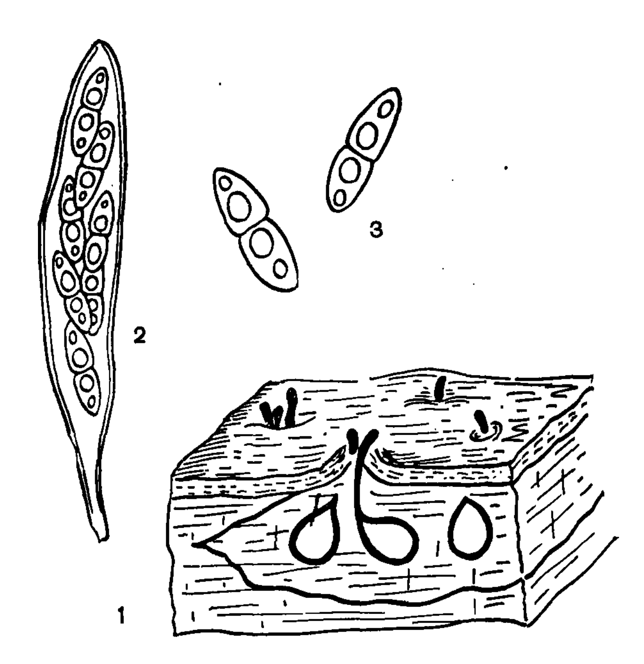


Рис. 102. Диапорте вредный (Diaporthe perniciosa):
1 — разрез диатрипоидной стромы: *2* — сумка; *3* — аскоспоры.

Гриб *диапорте вредный* (Diaporthe perniciosa) вызывает рак плодовых деревьев (рис. 102). На пораженных яблонях и грушах кора на ветвях местами западает, чернеет и покрывается трещинами. Когда болезнь охватывает всю ветвь, это приводит ее к отмиранию. Небольшие и местные раны не столь опасны. Вид D. perniciosa разделяется на ряд форм, приуроченных к определенным видам плодовых деревьев. Например, подобные симптомы на косточковых плодовых вызывает сливовая форма этого гриба. При развитии на ветвях он захватывает кору, флоэму, камбий и через окрашенную ксилему достигает древесины. В результате поражения у взрослых деревьев погибают отдельные ветви, в то время как молодые деревца гибнут полностью.

Причиной заболевания является конидиальная стадия этого гриба — *фомопсис яблоневый* (Phomopsis mali).

Другой гриб — *диапорте неясный* (Diaporthe ambigua) — поражает ветви груши. На больных ветвях засыхают и отмирают целые полосы коры. На пораженных частях деревьев появляются конидиальные спороношения гриба, относящегося к виду *фомопсис неясный* (Phomopsis ambigua). Эта стадия паразита представлена многочисленными пикнидами, в которых, кроме обычных веретеновидных пикноспор, образуются длинные нитевидные споры. В течение зимы на некрозах формируются плодовые тела совершенной стадии — перитеции, погруженные в строму, из которой наружу выходит

относительно длинный носик. Аскоспоры двухклетные, веретеновидные.

Отмеченный выше патоген — сливовая форма диапорте — может также поражать плоды семечковых плодовых деревьев — яблони и груши. Паразит вызывает появление темно-коричневых пятен с более светлым краем, вначале в области вершины плода, которые затем распространяются по всей поверхности его. Впоследствии на пораженных местах появляются пикниды гриба. Пораженные плоды в конце концов мумифицируются. Рак плодовых деревьев и гниль плодов, вызываемые грибом D. perniciosa, широко распространены во всех странах Европы и Америки, вызывая ощутимые потери урожая.

Большой ущерб лесному хозяйству причиняет *фомопсис дубовый* (Phomopsis quercella) — конидиальная стадия гриба из рода диапорте. Этот патоген вызывает белую гниль желудей. Заражение происходит в лесу, а интенсивное развитие заболевания отмечается при неумелом хранении желудей, особенно при высокой температуре. Первые симптомы заболевания проявляются на поверхности семядолей в виде серых, затем темнеющих, несколько выпуклых пятен. Со временем пятна увеличиваются в размерах и семядоли покрываются беловато-желтой пленкой мицелия. Экзокарп темнеет, отвердевает, становясь ломким и хрупким. Под ним развиваются многочисленные и довольно крупные (до 1,5 *мм*) пикниды гриба, которые, разрастаясь, образуют бугристые корочки. Кожица пораженного желудя растрескивается. В пикнидах образуются конидии двух типов — цилиндрические с закругленными концами или нитчатые, крючковидно загнутые. Масса конидий выходит из пикнид в виде слизистых жгутов оранжевого цвета через трещины в кожице желудя. Это заболевание довольно широко распространено и приносит большой вред лесному хозяйству.

Фомопсис (Phomopsis vexans, сумчатая стадия — Diaporthe vexans) — возбудитель гнили плодов баклажана. Поражение плода чаще всего начинается у его основания и сначала имеет вид сухих черных пятен, переходящих позднее в мокрую гниль, охватывающую весь плод. Заболевание развивается также на молодых всходах, вызывая их полегание. Взрослые растения обычно поражаются на уровне грунта. Стебель в этом месте чернеет, засыхает или подвергается мокрой гнили, которая может охватить стебель кольцом. Выше некроза появляются похожие на раковые углубленные раны.

Горькая гниль плодов яблони — заболевание, известное в Европе издавна. Впервые оно было описано в первой половине XIX в. Кроме того, оно широко распространено в умеренной и теплой зоне США. Болезнь поражает плоды, реже ветви и очень редко листья. Начинается заболевание еще на дереве и особенно сильно развивается при хранении, принося ущерб около 20%. И

В месте инфекции появляется небольшое округлое пятно с четко ограниченными краями, со временем оно увеличивается. Цвет его вначале светло-коричневый, позднее темно-коричневый. Пораженная ткань под кожицей плода буреет, размягчается и приобретает горький вкус. Гниль распространяется конусом к центру плода. При повышенной влажности заболевание быстро развивается, пятна достигают размеров, равных 2—4 *см* в диаметре, а иногда охватывают половину плода. На поверхности пораженных плодов, под кутикулой, образуются спороносные стромы с ложами гриба *глеоспорий плодовый* (Gloeosporium fructigenum).

Пораженная ткань ссыхается, уплотняется, и пораженные плоды мумифицируются в том случае, если поражение и развитие заболевания протекает на плодах, находящихся на дереве. При хранении на пораженные места вторгаются вторичные, сапрофитные микроорганизмы, вызывающие мокрую гниль.

Возбудитель может также поражать ветви, главным образом молодые (1—2-летнего возраста). В месте поражения появляются овальные некрозы с вдавленной и черноватой корой, покрытой трещинами. В исключительных случаях могут быть поражены листья.

Плодовые тела совершенной стадии — *гломерелла опоясанная* (Glomerella cingulata) — в природе находят редко, чаще на яблоках, но иногда на раковых образованиях на ветвях. Мицелий гриба зимует на мумифицированных плодах или раковых наростах. Длительно сохраняет жизнеспособность (до двух лет) и служит источником инфекции.

К семейству диапортовых относится также очень важный паразитирующий на каштане гриб *эндотия паразитическая* (Endothia parasitica), вызывающий рак коры. Заболевание поражает все надземные органы, кроме листьев. На ветвях болезнь вначале проявляется в виде тусклых розовых пятен, которые со временем разрастаются и углубляются в кору. Мицелий гриба распространяется в камбии и вызывает в пораженном месте гипертрофию тканей, проявляющуюся в виде раковых образований. Все пораженные части дерева некротизируются и засыхают. При некрозах вначале образуются стромы, содержащие пикниды с пикноспорами, выходящими из них в виде слизистого шнура. Позднее развиваются перитеции. На зараженных грибом деревьях отмирает кора, которая становится красновато-бурой и выделяется на фоне светлой окраски здоровой коры. Через

некоторое время отмершая кора растрескивается и отпадает лоскутами, оставляя обнаженную древесину. Листья на больных ветвях засыхают, но остаются висеть на дереве в течение всей зимы, сохраняя зеленую окраску.

СЕМЕЙСТВО ВАЛЬСОВЫЕ (VALSACEAE)

Характерный признак семейства — наличие вальсоидной стромы, в которую погружены перитеции, часто образующиеся компактной группой. Строма закладывается внутри субстрата; несколько выступая наружу, она разрывает прикрывающий ее слой перидермы. Стромы разнообразны по форме и образованы из мицелия с участием элементов питающего субстрата. Перитеции снабжены длинными носиками, приподнимающимися над стромой. От субстрата стромы отделены окрашенной в черный цвет каймой. Сначала на стромах развиваются конидиальные спороношения (рис. 103), а позднее — перитеции. Несовершенная стадия представлена пикнидами с пикноспорами, относящимися к роду *цитоспора* (Cytospora). Семейство представлено родом вальса (Valsa), насчитывающим около 400 видов.

Преимущественно эти грибы сапрофиты, но некоторые вызывают ряд серьезных заболеваний растений.

Наиболее вредоносное действие оказывает вальса светлоустьичная (Valsa leucostoma), вызывающая усыхание ветвей абрикоса, вишни, черешни, сливы и персика, широко распространенная в Европе, Северной Америке и Азии (Япония). Больные деревья можно узнать по чахлым, желтеющим листьям, которые преждевременно опадают. Концы зараженных ветвей засыхают. На пораженных ветвях появляются овальные серовато-желтые пятна, которые полностью или частично охватывают побег. Мицелий гриба развивается в коре и древесине. Пикниды конидиальной стадии (Cytospora leucostoma) образуются в мощно развитой строме в полостях неправильной формы, открывающихся наружу единым отверстием. Перитеции также погружены (по 2—3) в строму и имеют длинный цилиндрический носик, пронизывающий строму.

Важным вредителем косточковых (слива, морель, абрикосы) считается *вальса сливовая* (Valsa prunastri) с конидиальной стадией *цитоспора красноватая* (Cytospora rubescens).

На винограде развивается *вальса виноградная* (Valsa vitis), конидиальной формой которой является *цитоспора виноградная* (Cytospora vitis). Паразит вызывает точечный ожог на листьях и побегах. Характер поражения на листьях не подвергается изменениям, тогда как на побегах пятна удлиняются, приобретают овальную

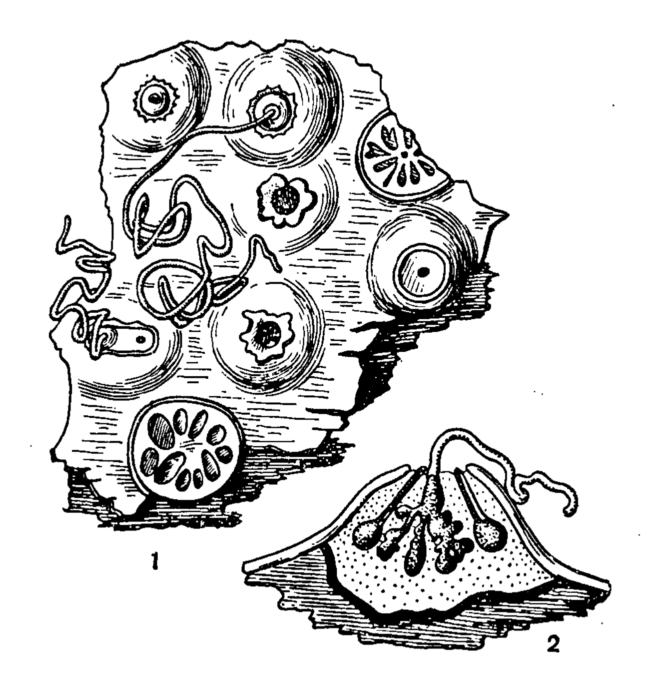


Рис. 103. Вальсоидная строма гриба вальса белоснежная (Valsa nivea) с конидиальными спороношениями: *1* — вид сверху; *2* — вид сбоку (в разрезе).

форму, местами сливаются между собой. Если мицелий проникает в цветочные почки, то убивает их. Перитеции образуются на растительных остатках.

На тополях и ивах широко распространено заболевание, вызываемое грибом *вальса грязная* (Valsa sordida), его конидиальная стадия — *цитоспора золотистоспоровая* (Cytospora chrysosperma). Особенно большой вред заболевание, называемое раком тополя, причиняет на загущенных посадках с восприимчивыми и малоустойчивыми видами. Распространению заболевания способствует повреждение деревьев морозом, градом, а также их механическое повреждение.

Пикниды образуются в серовато-оливковых стромах, и пикноспоры выходят оттуда в виде золотисто-оранжевых слизистых жгутов. Перитеции располагаются в строме концентрическим кольцом в один ряд (их от 4 до 10). Перитеции имеют шаровидную форму, встречаются они довольно редко (рис. 104).

* * *

Таким образом, относительно небольшой порядок по сравнению с другими группами грибов включает большое количество опасных паразитических видов, отдельные из которых причиняют огромный вред сельскому хозяйству.

Некоторые микологи присоединяют к порядку диапортовых близкородственное семейство

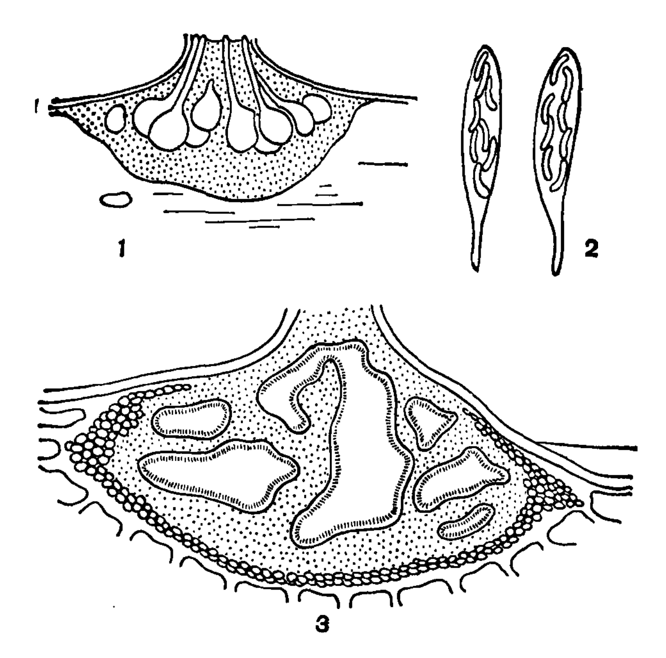


Рис. 104. Вальса грязная (Valsa sordida):

1 — разрез стромы с перитециями; *2* — сумки; *3* — конидиальное спороношение.

галосферейные (Halosphaeriaceae), представители которого живут в воде морей на органических субстратах (древесина и растительные остатки). Эти грибы называют также «морскими пиреномицетами».

ПОРЯДОК ГИПОКРЕЙНЫЕ (HYPOCREALES)

Гипокрейные — большой порядок пиреномицетов, объединяющий более 100 родов, представители которых очень разнообразны по морфологии и в экологическом отношении. Для гипокрейных характерны мягкие или мясистые перитеции, светлые или ярко окрашенные. Они образуются на мицелии на поверхности или внутри субстрата, на мицелиальном сплетении (с у б и к у л ю м е) или на стромах такого же характера, как и перитеции.

Перитеции гипокрейных имеют хорошо развитый перидий и остиолу, выстланную перифизами. Настоящие парафизы отсутствуют, но развиваются апикальные парафизы — стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху, с ее «потолка». Сумки цилиндрические или булавовидные, отходят от дна и боковых стенок перитеция, врастая между апикальными парафизами. В зрелых перитециях апикальные парафизы часто полностью разрушаются.

Аскоспоры разнообразной формы и размера, гиалиновые или темноокрашенные, одноклеточные, с одной или несколькими перегородками, иногда муральные или нитевидные. В последнем случае, в отличие от спорыньевых, они никогда не распадаются на фрагменты.

Свободные перитеции образуются на поверхности субстрата одиночно или группами или погружены в него.

У многих гипокрейных перитеции развиваются в субикулюме или в стромах. С у б и к у л ю м представляет поверхностное мицелиальное сплетение на субстрате. Его образование наблюдается у представителей семейства *гипомицетовых* (Hypomycetaceae), обычно паразитирующих на грибах. Стромы гипокрейных по характеру расположения в них перитециев могут быть двух типов. У одних представителей этого порядка образуются базальные стромы с поверхностными перитециями, погруженными в строму только основаниями. Базальные стромы часто мелкие, не более 1 *см*, подушковидные или полушаровидные. Стромы такой формы встречаются у некоторых представителей рода *нектрия* (Nectria). У других гипокрейных базальные стромы более крупные, иногда стоячие и даже ветвящиеся.

Второй тип стром — компактные стромы с погруженными в них перитециями. Их форма также разнообразна. Стромы этого типа могут быть распростертыми или подушковидными, например у грибов рода *гипокрея* (Hypocrea) (рис. 106), цилиндрическими, булавовидными, головчатыми, как у грибов рода *подострома* (Podostroma). Иногда они достигают довольно крупных размеров, как у грибов рода *микоцитрус* (Mycocitrus) (рис. 106).

Обычно стромы гипокрейных имеют светлую (белую или желтоватую) либо яркую окраску, обычно желтую, оранжевую, красную, реже синюю или фиолетовую. Темные стромы и перитеции встречаются в этом порядке редко. Они могут быть темно-зелеными, синевато-черными, коричневыми, черными.

В цикле развития гипокрейных часто присутствует конидиальная стадия, нередко играющая важную роль в распространении того или иного вида, а иногда почти полностью замещающая сумчатую стадию. Чаще всего конидии гипокрейных являются фиалоспорами, образующимися на одиночных или собранных в спородохии конидиеносцах, а иногда в пикнидах. У некоторых представителей этого порядка образуются алевриоспоры и бластоспоры.

Часто в цикле развития грибов из этого порядка образуются по одному или разным типам две конидиальные стадии. Например, у видов из родов *гибберелла* (Gibberella), *нектрия*, *микронектриелла* (Micronectriella) и других, имеющих конидиальные стадии *фузариум* (Fusarium), образуются макро- и микроконидии (фиалоспоры).

У *апиокреи золотистоспоровой* (Apiocrea chrysosperma) и некоторых других гипомицетовых образуются фиалоспоры и алевриоспоры.

Гипокрейные обитают как паразиты на растениях, грибах (рис. 105) и насекомых, а также как сапрофиты в почве, на древесине, различных растительных субстратах. Сапрофиты из этого порядка чаще всего встречаются на древесине (грибы из родов гипокрея, подокрея, кораллломицес и многих других), а также в почве (например, неокосмоспора). Некоторые представители этого порядка — копрофилы, например *селиния* (Selinia). Известны гипокрейные, обитающие в морях на погруженной в воду древесине, например грибы из рода *галонектрия* (Halonectria). Некоторые гипокрейные паразитируют на насекомых.

Многие гипокрейные паразитируют на миксомицетах, например *нектриопсис* (Nectriopsis), на грибах — многочисленные представители родов *пекиелла* (Peckiella), *апиокрея*, *гипомицес* и других, на лишайниках.

Гипокрейные паразитируют на представителях различных групп растений. Так, на морских водорослях развиваются грибы из рода *трайлия* (Trailia), на мхах — *цианоцефалюм* (Cyanocephalum) и *нектриопсис*, на папоротниках — *цианодерма*. Однако большинство фитопатогенных гипокрейных обитает на цветковых растениях. Таковы грибы из рода нектрия (вызывают серьезные болезни деревьев), представители рода гибберелла (часто паразитируют на злаках) и многие другие.

Гипокрейные можно найти во всех зонах земного шара, многие из них широко распространены в умеренной зоне. Однако наиболее разнообразно они представлены в тропиках.

СЕМЕЙСТВО НЕКТРИЕВЫЕ (NECTRIACEAE)

Семейство нектриевых характеризуется поверхностными перитециями, образующимися на субстрате или на строме. Стромы обычно небольшого размера, подушковидные. Конидиальные стадии типа *туберкулярия* (Tubercularia), *цилиндрокарпон* (Cylindrocarpon), *фузариум* (Fusarium) и др.

Центральный род этого семейства — *нектрия* (Nectria). Для грибов этого рода характерно наличие двухклетных аскоспор, иногда с перетяжкой, в зрелости не распадающихся на отдельные клетки. Перитеции у нектрии образуются поодиночке или группами на субстрате или на маленьких подушковидных стромах.

Самый обычный вид этого рода — *нектрия киноварно-красная* (Nectria cinnabarina), встречающаяся повсеместно на отмерших ветвях кустарников и деревьев, преимущественно лиственных. В нашей стране этот гриб часто нахо-

Рис. 105. Апиокрея золотистоспоровая (Apiocrea chrysosperma) на моховике.

дят в северных и центральных районах европейской части и на Дальнем Востоке. Обычно он обитает как сапрофит на опавших или отмерших по тем или иным причинам ветвях, однако может развиваться и как раневой паразит.

Мицелий гриба развивается под корой ветвей, проникая также в древесину. Весной на нем в массе образуется конидиальное спороно-

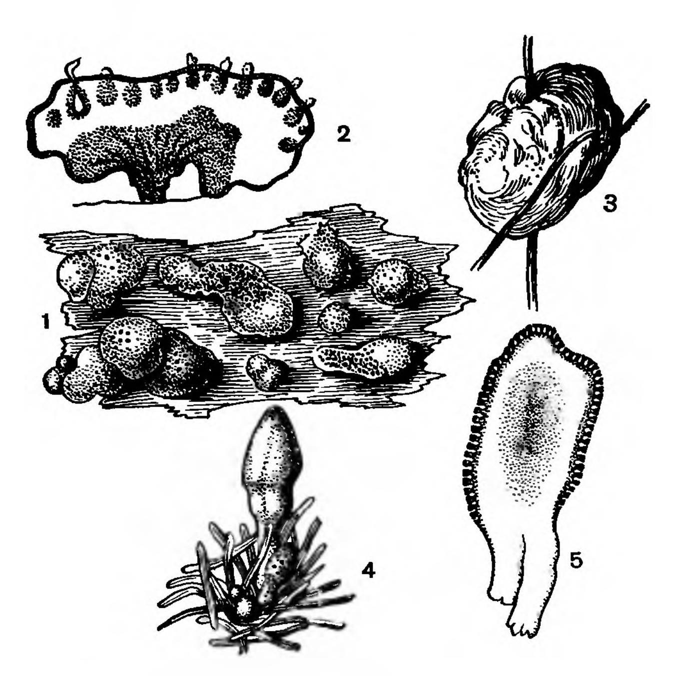
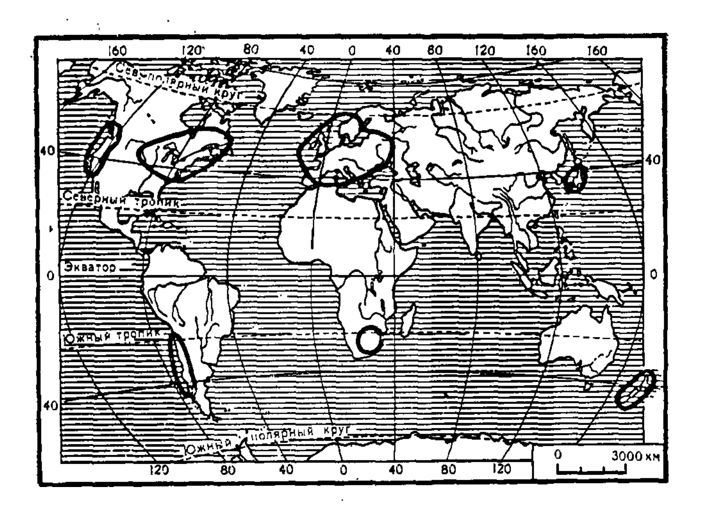


Рис. 106. Гипокрейные.

Гипокрея рыжая (Hypocrea rufa): *1* — общий вид стром; *2* — разрез стромы. Микоцитрус оранжевый (Mycocitrus aurantius): *3* — общий вид стромы. Подострома Podostroma): *4* — общий вид стромы; *5* — разрез стромы.



Карта 4. Ареал нектрии галлообразующей.

шение — *туберкулярия обыкновенная* (Tubercularia vulgaris, табл. 19).

Конидиальные стромы имеют вид оранжево-розовых подушечек размером 0,5—2 *мм*, на которых располагается слой простых или слабо ветвящихся конидиеносцев с конидиями. Стромы закладываются на мицелии под корой как маленькие беловатые или розовые подушечки, увеличивающиеся в размерах и прорывающие кору.

Конидиальное спороношение у нектрии киноварно-красной более обильно, чем сумчатое. Во время периода вегетации гриб размножается конидиями, разносимыми каплями дождя или ветром. Конидии гриба очень эффективно распространяются каплями дождя. Например, крупная дождевая капля (около 5 *мм* в диаметре), падая с высоты на ветку с конидиальными стромами гриба, разбрызгивается по нескольку тысяч мельчайших капелек, каждая из которых содержит конидии гриба (П. Х. Грегори). В районах с мягкой зимой образование конидий может происходить весь год.

Позднее, в конце лета или осенью, на тех же стромах или рядом с ними развиваются темно-красные перитеции гриба. Они закладываются обычно по краям конидиальной стромы, у ее основания и образуют большие группы (до 30 перитециев). С развитием перитециев вид стром меняется — они приобретают темно-красную окраску и зернистый вид (табл. 19). Выбрасывание аскоспор обычно происходит весной.

Нектрия киноварно-красная способна поражать деревья, вызывая в отдельных случаях у старых деревьев гибель отдельных ветвей, а у молодых сеянцев — гибель всего деревца. Заражение этим грибом происходит через раны различного происхождения. В пораженной части кроны гибнут сначала листья, а затем больные побеги. На их разрезе можно видеть древесину, пораженную белой гнилью. Как и на отмерших ветвях, на больных деревьях развиваются конидиальная и сумчатая стадии гриба. Кора под стромами гриба слегка западает, так как на этих участках прекращается прирост ветвей в толщину.

Молодые деревца обычно заражаются нектрией киноварно-красной через корни. Это происходит в тех случаях, когда корень дерева встречается в почве с находящимися в ней остатками пораженных деревьев, из которых мицелий гриба проникает в корни. Из корней он распространяется по сосудам в ствол, в результате чего происходит внезапное увядание дерева.

Поражению деревьев нектрией киноварно-красной способствуют неблагоприятные для развития дерева условия (загрязнение воздуха, недостаток воды), механические повреждения стволов и ветвей, морозобоины. Паразит приносит ущерб в основном в городских насаждениях и лесопитомниках.

Род нектрия объединяет несколько важных паразитов деревьев. Наибольшее значение имеет *нектрия галлообразующая* (Nectria galligena), распространенная преимущественно в Европе и Северной Америке (карта 4) и вызывающая так называемый европейский или обыкновенный рак яблони. Заболевание возникает в районах с сильным увлажнением. У нас в стране оно встречается в Белоруссии и Прибалтике. Европейский рак может поражать, кроме яблони, грушу, вишню и черешню, а также некоторые лесные деревья (бук, дуб, клен и др.). Заболевание представляет собой н е к р о з коры, сопровождающийся образованием наплывов и глубоких ран. Гриб поражает стволы деревьев и ветви, иногда также плоды.

Заражение деревьев вызывают конидии и аскоспоры гриба. Оно происходит, как и у нектрии киноварно-красной, через раны — морозобоины, ожоги ствола и ветвей, механические повреждения при обрезке яблонь. Гриб внедряется в растения только через свежие раны, при заражении которых его споры часто активно засасываются в сосуды дерева. Через 2 месяца после обрезки в растении возникают барьеры, препятствующие инфекции — раневая пробка, древесина, тилозы. Установлено, что нектрия галлообразующая может заражать деревья также через рубцы опавших листьев и пятна, образуемые *паршой* (Venturia inaequalis).

Мицелий гриба проникает в кору и сосуды древесины. В результате заражения на стволе и ветвях дерева развиваются характерные раны. Часть коры отмирает и западает, а затем начинает крошиться. В результате этого образуется открытая рана. Ткань, развивающаяся по ее краям, также отмирает и опадает, а рана рас-

ширяется. Вокруг нее образуются наплывы, располагающиеся ярусами. Такое расположение их обусловлено последовательными периодами мицелиальной активности паразита. Это открытая форма рака, развивающаяся обычно на стволах. На более тонких ветвях иногда наблюдается закрытый рак — рана затягивается наплывами и от нее остается лишь небольшая щель. На ветвях часто образуются веретеновидные утолщения, позднее изъязвляющиеся. Листья в частях кроны над ранами обычно более мелкие и бледные. Развитие гриба приводит к разрушению тканей коры и древесины и нарушению работы проводящей системы дерева. Это вызывает снижение его продуктивности и ускоряет гибель. Кроме того, в наплывах содержится много воды, и это снижает морозостойкость деревьев.

На мертвой коре и поверхности ран развивается конидиальное спороношение гриба — *цилиндрокарпон яблоневый* (Cylindrocarpon mali). Конидии образуются на мицелии или небольших стромах кремово-белого цвета. Они двух типов: крупные, слегка изогнутые макроконидии с 2—5 перегородками и одноклеточные мелкие микроконидии. Конидии разносятся главным образом каплями дождя. Развитие конидиального спороношения происходит преимущественно в периоды с высокой влажностью воздуха (весной и осенью, в дождливые периоды летом).

Перитеции паразита образуются на пораженной коре и по краям ран. В отличие от нектрии киноварно-красной нектрия галлообразующая не образует стром, и ее шаровидные темно-красные перитеции располагаются одиночно или группами непосредственно на субстрате. Сумки содержат по 8 двухклетных эллиптических аскоспор. Толстая оболочка аскоспор позволяет им переносить неблагоприятные условия и зимовать в трещинах коры. Выбрасывание аскоспор происходит ритмически, преимущественно днем и наиболее активно через несколько часов после дождя или после ночных туманов. Все 8 спор из сумки выбрасываются одним залпом на расстояние до 4—6 *см*.

Период выбрасывания аскоспор более продолжителен, чем период образования конидий. Созревание и выбрасывание аскоспор может происходить в течение всего года, за исключением периодов с температурой ниже 0° С. Гриб зимует в пораженной коре и древесине в виде мицелия, перитециев и аскоспор. Развитию паразита благоприятствует мягкий климат — продолжительное теплое лето и мягкая зима с достаточным количеством осадков.

В тропиках (Африка, Юго-Восточная Азия, Южная Америка) на шоколадном дереве и других растениях встречается *нектрия Юнкера* (Nectria junqueri), образующая на прорывающихся сквозь кору дерева корковидных стромах грозди (размером 30 *мм*) бледно-оранжевых или красных перитециев.

Несколько видов из рода нектрия имеют конидиальные стадии фузариум (стр. 242). Описание видов этого формального рода дейтеромицетов приводится в разделе, посвященном этому классу (стр. 409). В настоящем разделе приведены описания только тех видов фузариум, которые образуют сумчатые стадии, а следовательно, должны рассматриваться среди аскомицетов.

Нектрия гематококка (Nectria haematococca) с конидиальной стадией *фузариум картофельный* (Fusarium solani) образует скученные поверхностные перитеции бледно-оранжевого, охряного или коричневого цвета на рыхлой белой строме или субстрате. Этот гриб широко распространен в почвах различных районов земного шара, часто вызывает корневые гнили и поражение стеблей различных растений. Он вызывает заболевания гороха, фасоли и других бобовых, пасленовых, тыквенных, а также сухую гниль картофеля при хранении. Инфекция передается через почву, за исключением случаев рака деревьев, вызываемого этим грибом, когда наблюдается раневое заражение. Нектрия гематококка часто поражает растения в комплексе с другими фитопатогенными грибами и фитонематодами. В этих случаях развитие болезни может иметь характер эпифитотии.

В естественных условиях перитеции образуются только во влажных тропиках, в умеренной зоне гриб распространен в конидиальной стадии.

Некоторые виды из рода нектрия обитают как паразиты на грибах и миксомицетах. *Нектрия эписферия* (Nectria episphaeria), например, развивается на поверхности перитециев и стром различных сферейных. Стромы хозяина покрываются мицелием паразита, на котором развиваются сначала конидиальная стадия — *фузариум водопроводный* (Fusarium aqueductum). Затем на них появляются светло-красные или карминные перитеции паразита.

Нектрия фиолетовая (Nectria violacea) и *нектрия беловатая* (Nectria candicans) широко распространены в Европе и Северной Америке на различных миксомицетах, особенно на *фулиго септика* (Fuligo septica) на болотах, где этот миксомицет часто встречается на сфагнуме. Нектрия фиолетовая покрывает поверхность спорангиев хозяина белым мицелием, окраска которого переходит в фиолетовую вокруг перитециев. Перитеции фиолетовые, грушевидные. Конидиальная стадия (акремониум) — слизистые ложные головки фиалоспор на одиночных фиалидах. Нектрия беловатая отличается более

широким кругом хозяев, а также беловатыми перитециями.

В роде нектрия известно несколько видов, паразитирующих на насекомых, обычно на червецах (например, Nectria aurantiicola, N. flammea). Мицелий у этих грибов развивается на теле хозяина или его щитках. На нем образуются конидиальные стромы, прикрытые сначала сплетением гифенных тяжей. При созревании конидий гифенное сплетение прорывается и они выступают наружу в виде белой или оранжевой слизистой массы, распространяемой обычно дождем. В сухую погоду спородохии грибов приобретают роговидную консистенцию. Перитеции образуются группами на мицелии или небольших стромах, шаровидные, красные или оранжевые, обычно с более темной остиолой и толстым перидием.

Род *гибберелла* (Gibberella) объединяет 13 видов. Эти грибы обитают как сапрофиты или паразиты на различных растениях. Для гибббереллы характерны мягкие кожистые перитеции черного или черно-коричневого цвета. Если их рассматривать под микроскопом в лактофеноле, они имеют синюю окраску. Перитеции грибов рода гибберелла образуются непосредственно на субстрате или стромах темно-синего цвета.

Гибберелла Фуджикурои (Gibberella fujikuroi) — широко распространенный вид, встречающийся во влажных теплых районах умеренной зоны, тропиках и субтропиках. Его можно обнаружить в окультуренных и неокультуренных почвах и на растениях из большого числа семейств, у которых он поражает корни, стебли и семена.

Этот вид более распространен в конидиальной стадии — *фузариум монилиформный* (Fusarium moniliforme), с очень обильными микроконидиями в цепочках, образующими порошковидный налет, и небольшим количеством макроконидий изогнутой веретеновидной формы с 3—7 перегородками. Как макроконидии, так и микроконидии фузариумов образуются по типу фиалоспор. Перитеции гриба образуются только на отмерших частях растений. Они поверхностные, шаровидные или конические, темно-синие. Гибберелла Фуджикурои — гетероталличный вид.

Особенно часто этот гриб вызывает заболевания злаков — риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго. Он вызывает одну из наиболее серьезных болезней риса — «баканэ», или «болезнь дурных побегов», распространенную в Японии, Индии и других странах Азии.

У больных растений риса вытягиваются междоузлия, листья становятся более узкими и длинными, а при сильном поражении растения становятся хлоротичными и гибнут. Такие симптомы вызывают ростовые вещества — гиббереллины, образующиеся в пораженном грибом растении. Подобные симптомы гриб вызывает и на других растениях, например сахарном тростнике и кукурузе.

Инфекция передается преимущественно через почву или с семенами. Гриб зимует или переносит период засухи в почве либо на растительных остатках, иногда в виде перитециев. Его массовое развитие наблюдается при повышенных температурах (30—35° С).

Предположение об образовании гиббереллой Фуджикурои стимуляторов роста как причине ненормального роста побегов пораженных растений было высказано еще в начале нашего века, но лишь в 1939 г. Т. Ябута и Т. Хаяши выделили активное вещество, названное ими гиббереллином. Позднее было установлено, что гиббереллин представляет собой смесь сходных веществ, и выделены ее компоненты. В промышленном масштабе гиббереллины получали путем биосинтеза их в культуре гиббереллы Фуджикурои. Они обнаружены также у многих высших растений, например в семенах конских бобов.

Гиббереллины стимулируют рост растений, увеличивают в них содержание целлюлозы и растворимых углеводов. Ценное свойство этой группы соединений — стимуляция ими цветения растений длинного дня на севере, а также двулетних растений, часто цветущих под действием гиббереллинов в первый год. Они стимулируют также прорастание зерен ячменя при приготовлении солода и увеличивают образование в них амилазы.

Другой вид этого рода — *гибберелла кукурузная* (Gibberella zeae) распространена как паразит на злаках по всему земному шару. В умеренной зоне она развивается на пшенице, ячмене, ржи, овсе, в тропиках и субтропиках — на рисе и кукурузе, а иногда и на растениях из других семейств. Этот гриб поражает всходы, корни, стебли и соцветия взрослых растений. Во влажных районах возделывания пшеницы вызывает ее серьезное заболевание, приводящее к снижению урожая, ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит токсин и при употреблении его в пищу вызывает отравление (так называемый «пьяный хлеб»). Возбудитель токсикоза был определен русскими микологами М. С. Ворониным и Н. В. Сорокиным.

Первые признаки заболевания появляются к моменту вызревания зерна. На колосьях и соломине образуется розовый налет конидиального спороношения гриба *фузариума злакового* (Fusarium graminearum). Пораженные колосья имеют более светлую окраску, чем нормальные, и выглядят как бы выцветшими. Конидии зара-

жают растения в любой период, даже после уборки урожая и в хранении.

В конце вегетации и после уборки в снопах на пораженной соломе, обычно на нижних узлах, развиваются группами черно-синие перитеции гриба. Внешне они выглядят как шероховатый черноватый налет (табл. 60).

Заражение растений происходит из почвы или за счет семенной инфекции. Мицелий гриба проникает в зерно, распространяясь в его покровах, а при сильном поражении — в эндосперме и зародыше. Такое зерно обычно имеет розовую окраску, щуплое и легковесное. Вторичное заражение в период вегетации при влажных условиях вызывается конидиями, распространяемыми часто каплями дождя. Особенно сильно фузариоз злаков, вызываемый гиббереллой кукурузной, развивается при высокой влажности воздуха. Поэтому обильные росы и туманы в период вегетации злаков создают благоприятные условия для развития болезни.

Гибберелла кукурузная часто вызывает также красную гниль кукурузы. Гриб может поражать ее всходы, корни, стебли и початки. При поражении початков и стеблей потери урожая составляют до 5%, а при посеве зараженными семенами — до 60%, так как они дают изреженные и ослабленные всходы. В пораженном зерне содержится токсин.

На кофейном дереве в ряде стран тропической Западной Африки (Конго, Гвинея и др.) распространена *гибберелла ксиляриевидная* (Gibberella xylarioides) с конидиальной стадией *фузариум ксиляриевидный* (Fusarium xylarioides). Заболевание, вызываемое этим грибом (т р а х е о м и к о з, или к а р б у н к у л я р и о з), впервые отмечено в 1948 г., а в последующие годы оно было уже зафиксировано на многих африканских плантациях кофе. Сейчас это одна из наиболее серьезных болезней кофе в Африке. Предполагают, что этот гриб является эндемичным сапрофитом в лесных и культурных почвах тропической Африки и заражает деревья через раны. Он распространяется конидиями и аскоспорами через почву. Кроме того, его споры могут разноситься ветром, каплями дождя, человеком на сельскохозяйственных орудиях. Скорость распространения инфекции на пораженных плантациях — до 50 *км* за два года.

После заражения растения и короткого инкубационного периода гриб внедряется в проводящие ткани и вызывает быструю гибель дерева.

Небольшой род *микронектриелла* (Micronectriella) отличается от остальных представителей семейства нектриевых темноокрашенными перитециями, погруженными в ткани растения-хозяина. Он также имеет конидиальные стадии типа фузариум.

Микронектриелла снежная (Micronectriella nivalis), с конидиальной стадией *фузариум снежный* (Fusarium nivale), вызывает заболевание злаков, получившее название «снежной плесени» (табл. 60 и стр. 411).

Этот гриб живет в почве сапрофитно и при благоприятных условиях вызывает заражение озимых. Конидии заражают растения с осени, а если снег выпадает на незамерзшую почву, паразит развивается и под снегом. Его рост наблюдается в широких температурных границах — от 2 до 32° С. Развитие заболевания происходит уже при 0—5° С, а при 15—20° С оно замедляется. Поэтому болезнь развивается ранней весной, сразу после таяния снега. На листьях озимых появляется рыхлый мицелий паразита, гибнут участки посевов, образуя характерные плеши («выпревание» озимых). Конидиальное спороношение гриба развивается у основания стеблей и на остатках погибших растений в течение всего периода вегетации. Перитеции его также образуются в нижней части стебля, на влагалище листа под эпидермисом и выглядят как многочисленные мелкие черные точки.

Развитие снежной плесени зависит от погоды. Ему благоприятствуют долгая холодная и влажная весна, глубокий снег, выпавший на незамерзшую почву. При медленном таянии снега болезнь нарастает, происходит выпревание растений. Если снег сходит быстро, ее развитие прекращается, особенно в солнечную погоду. Болезнь распространена преимущественно в северных районах возделывания озимых.

В отличие от большинства упоминавшихся выше видов, обычно широко распространенных в умеренной зоне, *калонектрия жестковатая* (Calonectria rigidiuscula) встречается преимущественно в тропиках. Этот гриб развивается как сапрофит, но, поселяясь на ветвях различных деревьев, вызывает их отмирание. Он часто встречается на какао, особенно в Африке. Он развивается также как раневой паразит на ослабленных деревьях, часто после их заражения видами фитофторы, повреждения насекомыми, засухи.

СЕМЕЙСТВО ГИПОМИЦЕТОВЫЕ (HYPOMYCETACEAE)

К семейству гипомицетовых относят гипокрейные грибы с грушевидными перитециями, образующимися на мицелии, в строме или в субикулюме — войлочном сплетении гиф. Аскоспоры у представителей этого семейства характерной веретеновидной формы, одноклеточные или двухклеточные, с заостренными придатками на концах. Оболочка сумок в верхней части утолщена в виде колпачка с порой в центре.

В отличие от нектриевых, обитающих на разнообразных субстратах, гипомицетовые — экологически четко ограниченная группа. Почти все представители этого семейства развиваются на плодовых телах других грибов, преимущественно базидиомицетов из порядков *агариковых* (Agaricales) и *афиллофоровых* (Aphyllophorales). Реже гипомицетовые встречаются на аскомицетах. Среди них известны паразиты с разной степенью специализации — от биотрофных, питающихся только содержимым живых клеток хозяина, до некротрофных, образующих антибиотики или ферменты, убивающие и разрушающие клетки хозяина и питающиеся их содержимым уже как сапрофиты. Представители последней группы могут развиваться сапрофитно и на поверхности почвы, древесине, погибших плодовых телах трутовиков.

В цикле развития большинства гипомицетовых присутствуют конидиальные спороношения. Для представителей этого семейства часто характерен плеоморфизм (образование в цикле развития, кроме сумчатой, более одной конидиальной стадии). Споры разных конидиальных стадий одного вида часто развиваются по разным типам. Особенно часто встречаются у гипомицетовых фиалоспоры, а также алевриоспоры и бластоспоры.

Как у большинства паразитических аскомицетов, на живом хозяине развивается обычно только конидиальная стадия, а перитеции образуются в сапрофитных условиях на отмерших плодовых телах.

Наиболее крупный род семейства — *гипомицес* (Hypomyces): в нем более 20 видов. Его представители имеют двухклеточные аскоспоры с хорошо выраженными придатками на концах. К этому роду относятся преимущественно широкоспециализированные некротрофные паразиты, образующие на плодовых телах хозяев обильный мицелий с конидиальными спороношениями и вызывающие быструю их гибель. Некоторые из них развиваются также на уже отмерших плодовых телах грибов. Таковы *гипомицес оранжевый* (Hypomyces aurantius), *гипомицес розеточный* (H. rosellus) и *гипомицес душистый* (H. odoratus). Однако к этому же роду относятся и немногие биотрофные паразиты на грибах, например, *гипомицес лактифлуорум* (Hypomyces lactifluorum).

Наиболее распространенные виды рода — гипомицес оранжевый и гипомицес розеточный. Гипомицес оранжевый встречается на старых плодовых телах трутовиков, реже других гименомицетов, уже с ранней весны. Он образует на них быстро растущий мицелий с обильными белыми конидиями. Конидиальная стадия — *диплокладиум мелкий* (Diplocladium minus). На поверхности пораженного плодового тела хозяина, обычно с нижней его стороны, развиваются кожистые оранжевые стромы неправильных очертаний, на которых образуются перитеции. Если гипомицес оранжевый развивается на живых плодовых телах грибов, он быстро обрастает их и вызывает гибель. Так поражает он, например, культивируемый *шампиньон* (Agaricus bisporus).

Гипомицес розеточный часто встречается на плодовых телах различных гименомицетов. С них он часто переходит на опавшие листья, кору, древесину, мох. На плодовых телах грибов-хозяев развивается мицелий паразита с обильным конидиальным спороношением — *дактилиум древовидный* (Dactylium dendroides). Во время развития конидий рыхлые дерновинки гриба часто окрашены в розово-красные или желтоватые тона.

В подмосковных лесах этот гриб нередко развивается на плодовых телах, особенно на остатках срезанных ножек *осеннего опенка* (Armillariella mellea). Во влажную погоду он быстро распространяется на все новые группы плодовых тел этого гриба, вызывая их массовое поражение. Мицелий паразита с ножек пораженных грибов распространяется на древесину пней, образуя на ней желтоватый налет. Гриб зимует, вероятно, в древесине таких пней в виде перитециев или псевдосклероциев, так как из года в год его можно встретить на одних и тех же местах. Хотя он и вызывает гибель большого числа плодовых тел опенка, но не влияет, вероятно, на его ризоморфы и не подавляет заметно развития этого опасного паразита деревьев (стр. 233).

Ярко-красные перитеции гипомицеса розеточного образуются на отмерших плодовых телах или древесине на красных стромах.

К роду гипомицес относится биотрофный паразит гипомицес лактифлуорум, встречающийся на плодовых телах некоторых *сыроежек* (Russula) и *млечников* (Lactarius). Заражение плодовых тел этим грибом происходит обычно на ранних стадиях их развития, еще в почве. На поверхности пластинок гриба-хозяина развивается ярко-оранжевый мицелий паразита, быстро покрывающий шляпку и ножку. Рост плодовых тел после этого продолжается, но они сильно деформируются. Такие плодовые тела сохраняются обычно значительно дольше, чем здоровые, до осени. Они устойчивы к заражению микроорганизмами и насекомыми. Предполагают, что это связано с присутствием в их поверхностных тканях пигмента паразита — скирина, токсичного для насекомых и бактерий.

У грибов рода *апиокрея* (Apiocrea) аскоспоры состоят из двух клеток неравной величины, с хорошо заметными придатками. Один из самых распространенных видов этого рода — *апиок-*

рея золотистоспоровая (Apiocrea chrysosperma) — часто встречается на плодовых телах грибов из семейств *болетовых* (Boletaceae) и *свинуховых* (Paxillaceae) (рис. 105). Его легко можно найти с июля по октябрь на моховике зеленом, свинушке тонкой, значительно реже на белом грибе, подосиновике и подберезовике. Белые грибы сильнее поражены этим паразитом в более южных районах, на границе с лесостепью (Б. П. Васильков).

Мицелий паразита пронизывает ткани плодового тела хозяина и заполняет его трубочки («глухие грибы», рис. 105). На мицелии развиваются сначала фиалоспоры типа *вертицилл* (Verticillium), а затем золотисто-желтые алевриоспоры *сепедониум* (Sepedonium). Последние заполняют все плодовое тело и освобождаются после его разрушения.

Апиокрея золотистоспоровая встречается преимущественно в конидиальной стадии. Перитеции гриба образуются на разрушенных плодовых телах хозяина, и их находят редко.

Виды из рода *пекиелла* (Peckiella) имеют одноклеточные аскоспоры с хорошо выраженными придатками на концах. Представители этого рода большей частью узкоспециализированные биотрофные паразиты, развивающиеся на одном или нескольких близких видах агариковых. Они встречаются обычно на грибах из семейства *сыроежковых* (Russulaceae). Мицелий паразита пронизывает все плодовое тело хозяина и образует распростертые стромы на его пластинках, которые обычно недоразвиваются. На стромах развиваются обильные перитеции. По данным Э. Беллера, их количество на одном плодовом теле достигает 20 000, примерно 9 перитециев на 1 *мм*^{2}. Каждый перитеций содержит около 400 сумок, таким образом, на одном плодовом теле хозяина образуется до $64 \cdot 10^6$ аскоспор.

Один из наиболее распространенных у нас видов этого рода — *пекиелла желто-зеленеющая* (Peckiella luteovirens). Она развивается на некоторых сыроежках, образуя на их пластинках желто-зеленые стромы, покрывающие всю нижнюю часть шляпок. Такие пластинки недоразвиваются и имеют вид низких ребер, а иногда вообще незаметны. В строме образуются коричнево-зеленые перитеции, погруженные в нее большей своей частью (табл. 19).

У рыжика такую же редукцию пластинок вызывает *пекиелла кирпично-красная* (Peckiella lateritia). Пораженные ею рыжики носят название «каменных» или «глухих».

Представители семейства гипомицетовых приносят некоторый ущерб, повреждая плодовые тела съедобных грибов, в том числе таких ценных, как белый гриб и рыжик. Однако приносимый ими вред значительно меньше, чем причиняемый личинками насекомых, особенно различных мух и грибных комариков. Два вида — гипомицес оранжевый и гипомицес розеточный — вредят культуре шампиньона.

СЕМЕЙСТВО ГИПОКРЕЙНЫЕ (HYPOCREACEAE)

Семейство гипокрейных объединяет грибы с перитециями, полностью погруженными в хорошо развитые стромы различного строения. Большинство его представителей обитает сапрофитно на древесине и растительных остатках, некоторые из них — копрофилы (развиваются на навозе).

Грибы рода *гипокрея* (Hypocrea) образуют цилиндрические сумки с восемью двухклеточными аскоспорами, распадающимися в зрелости на отдельные клетки. Стромы у них обычно распростертые, подушковидные или полушаровидные, мясистой или восковатой консистенции, светлоокрашенные (беловатые, светло-желтые, зеленоватые). Перитеции располагаются в один ряд по периферии стромы. Конидиальные стадии у многих представителей этого рода относятся к формальному роду дейтеромицетов *триходерма* (Trichoderma). У некоторых видов они значительно преобладают в цикле развития над сумчатой, которая развивается лишь спорадически.

Виды гипокрея развиваются обычно как сапрофиты на древесине, растительных остатках, мхах, старых плодовых телах трутовиков.

Один из наиболее распространенных в сумчатой стадии представителей этого рода — *гипокрея подушковидная* (Hypocrea pulvinata), образующая светло-желтые или зеленоватые подушковидные стромы на плодовых телах некоторых трутовиков (табл. 19), особенно часто на *березовой губке* (Piptoporus betulinus) и *окаймленном трутовике* (Fomitopsis pinicola). Этот гриб можно обнаружить в наших лесах с весны (апрель — май) до поздней осени как на опавших и гниющих, так и на живых плодовых телах трутовиков. По-видимому, этот гриб может развиваться и как паразит.

Аскоспоры гипокреи подушковидной часто образуют белые нити, выходящие из остиол перитециев. В культуре на питательных средах у этого гриба обнаружена конидиальная стадия типа акремониум.

Гипокрея рыжая (Hypocrea rufa) представляет сумчатую стадию широко распространенного в почве, на древесине, растительных остатках и различных целлюлозосодержащих материалах гриба *триходерма зеленая* (Trichoderma viride). Ее красноватые, позднее красно-коричневые стромы развиваются на древесине, коре, реже на сухой траве. Они имеют подушковидную форму и часто сливаются группами. В благо-

приятных условиях они поднимаются над субстратом и иногда дифференцируются на короткую стерильную ножку и подушковидную часть, в которую погружены перитеции (рис. 106). В природе триходерма зеленая встречается преимущественно в конидиальной стадии (см. раздел о дейтеромицетах, стр. 381). Триходерма зеленая — активный продуцент целлюлазы и используется для ее промышленного получения.

Еще более дифференцированные стромы образуют представители рода *подострома* (Podostroma). Они имеют цилиндрическую, булавовидную или головчатую форму. Булавовидные стромы распространенной во всей северной умеренной зоне *подостромы кожано-желтой* (Podostroma alutacea) достигают высоты до 3 *см* и разделены на стерильную ножку и булавовидно расширенную часть, несущую перитеции (рис. 106).

Распространенный в Бразилии эпифит на бамбуке *микоцитрус оранжевый* (Mycocitrus aurantius) образует массивные оранжевые стромы, по окраске и форме напоминающие апельсин (рис. 106). Их размер достигает 12 *см* в диаметре. По всей поверхности стромы образуются перитеции. А. Меллер установил, что в каждой строме образуется более 10^9 аскоспор. В ней развивается несколько поколений перитециев. После выбрасывания аскоспор строма разрастается и образует новый их слой.

ПОРЯДОК СПОРЫНЬЕВЫЕ, ИЛИ КЛАВИЦЕПСОВЫЕ (CLAVICIPITALES)

Спорыньевые образуют перитеции в хорошо развитых стромах, состоящих только из гиф гриба. Стромы обычно мясистые, светло- или яркоокрашенные, у некоторых представителей порядка темные. Их форма разнообразна, от распростертых по субстрату или подушковидных до булавовидных или головчатых, дифференцированных на стерильную ножку и расширенную часть, несущую перитеции. Стромы развиваются на субстрате, обычно на пораженных органах растения-хозяина, как, например, у *эпихлое рогозовидной* (Epichloe typhina, табл. 20); из склероциев (*спорынья* — Claviceps), из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина (*кордицепс* — Cordyceps, табл. 20). Лишь у немногих представителей этого порядка строма рыхлая и развита слабо (*торрубиелла* — Torrubiella) или вообще отсутствует (*бария* — Barya).

Перитеции спорыньевых имеют типичное строение, с тонким мягким или мясистым перидием, белые или светлые, реже темноокрашенные. Они или погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев в виде конических бугорков, или над стромой поднимается их значительная часть. У некоторых грибов, например у *кордицепса болотного* (Cordyceps paludosa), перитеции располагаются на поверхности стромы.

Размеры скром у спорыньевых составляют от 1—2 *мм* до 10—15 *см* в высоту. Наиболее крупные стромы, до 20—30 *см* высотой, образует *кордицепс Гунна* (Cordyceps gunnii).

По окраске и консистенции стром и перитециев спорыньевые сходны с предыдущим порядком — гипокрейными. Ранее эти группы объединяли даже по этим признакам в один порядок. Однако, как было показано работами Ю. Х. Миллера, Э. С. Латтрелла, Г. Доге и других микологов, развитие перитециев у представителей этих порядков происходит по-разному. У спорыньевых оно идет по типу, характерному для порядка сферейных. На ранних стадиях развития в перитециях присутствуют настоящие парафизы, которые обычно быстро разрушаются.

Спорыньевые отличаются от гипокрейных также строением сумок и аскоспор. Сумки у них обычно очень длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине оболочкой. Аскоспоры всегда нитевидные, обычно с многочисленными поперечными перегородками. Их длина в 50—100 или более раз превышает толщину. У многих представителей порядка после освобождения из сумки аскоспоры распадаются на отдельные клетки, каждая из которых способна прорастать.

К моменту созревания аскоспор у спорыньевых в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выбрасываются наружу. Споры расположены в сумке параллельным пучком и выбрасываются поочередно. Этот процесс хорошо изучен у *кордицепса военного* (Cordyceps militaris) и *эпихлое рогозовидной* (Epichloë typhina). Верхушка зрелой сумки выступает из остиолы на 40—60 *мкм*. Аскоспоры выбрасываются из нее с такой скоростью, что их можно заметить только на расстоянии более 200 *мкм* от перитеция, когда их движение достаточно замедляется. У кордицепса военного аскоспоры из одной сумки выбрасываются с интервалами 1—2 *сек*. После выбрасывания всех восьми аскоспор сумка спадается, а через 0,5—10 *мин* к отверстию перитеция подрастает новая сумка. Аскоспоры у этого вида отбрасываются на относительно небольшое расстояние, около 0,03 *см*. У эпихлое рогозовидной выбрасывание аскоспор из одной сумки происходит с меньшими интервалами. Обычно все 8 аскоспор выбрасываются менее чем за 1 *сек*. Иногда споры следуют одна за другой так быстро, что склеиваются в длинную цепочку.

В цикле развития многих спорыньевых большую роль играет конидиальная стадия.

Порядок спорыньевых объединяет 23 рода, составляющих одно семейство *спорыньевых* (Clavicipitaceae). Большинство его представителей — паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие спорыньевые обитают как сапрофиты на почве, например *романоа почвенная* (Romanoa terricola) или на древесине (*гипокрелла яванская* — Hypocrella javanica, *подокрелла порониевидная* — Podocrella poronoides).

Грибы 13 родов этого порядка паразитируют на цветковых растениях, причем встречаются исключительно на однодольных из семейств злаков и осоковых. Наиболее распространенные из них — *спорынья пурпурная* (Claviceps purpurea), развивающаяся на многочисленных видах злаков, и эпихлое рогозовидная — возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков.

Для этой группы спорыньевых характерна строгая органотропная специализация. Большинство из них развивается на строго ограниченных частях растений — побегах с зачатками соцветий (эпихлое), в завязях (спорынья), на стеблях (*баланcия* — Balansia, рис. 107).

Вторую крупную группу видов составляют спорыньевые, паразитирующие на членистоногих (насекомых и пауках). К ней относится большинство грибов крупного рода кордицепс, грибы из родов торрубиелла, гипокрелла, гельминтаск и др. Наконец, среди спорыньевых известны грибы, паразитирующие на грибах из различных групп. Представители рода кордицепс — *кордицепс офиоглоссовидный* (C. ophioglossoides) и *кордицепс головчатый* (C. capitata),— часто встречаются на подземных плодовых телах оленьего трюфеля, а *кордицепс спорыньевый* (C. clavicipitis) обитает на склероциях спорыньи.

У грибов из рода эпихлое стромы распростертые, образуются на пораженных органах растений-хозяев, обычно на стеблях, часто окружая их в виде чехла. Сначала стромы белые, затем (с развитием перитециев) они приобретают яркую окраску, обычно оранжевую. Аскоспоры у видов этого рода нитевидные, многоклеточные, но не распадающиеся на клетки. Представители этого рода паразитируют на злаках.

Наиболее распространенный и хорошо известный вид из рода эпихлое — гриб эпихлое рогозовидная. Она встречается на многочисленных видах многолетних злаков, особенно часто на еже сборной, полевице, а также на овсянице, мятликах, вызывая у них так называемую «чехловидную болезнь». Ко времени образования соцветий вокруг листового влагалища верхнего листа образуется белый мицелиальный чехол длиной 2—5 *см*. На его поверхности появляются мелкие одноклеточные конидии. В июле — августе конидиальная строма утолщается и приобретает оранжевую окраску (*табл. 20*), в ней развиваются многочисленные перитеции.

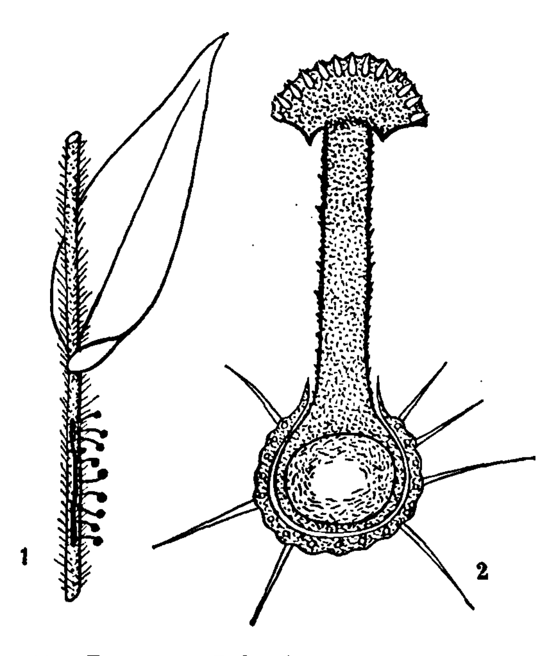
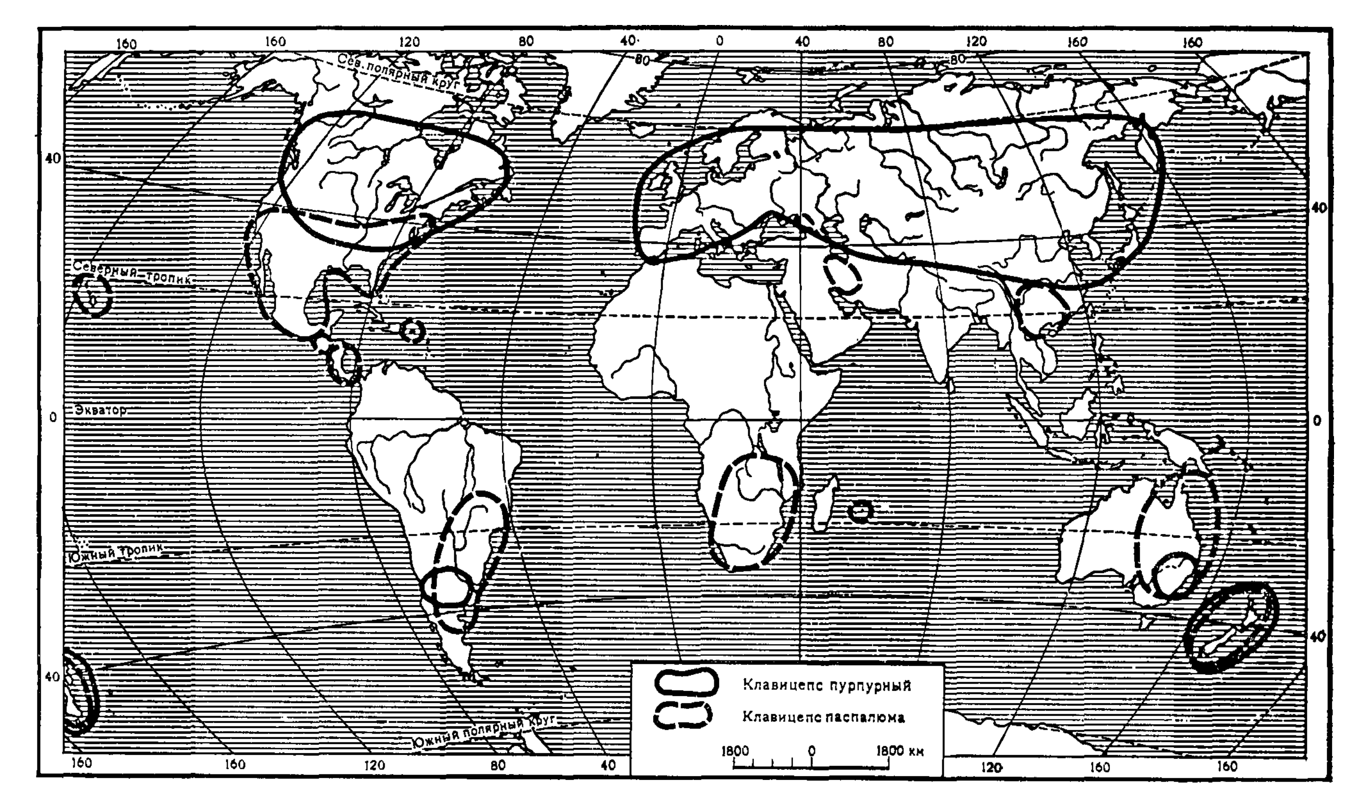


Рис. 107. Баланcия (Balansia):
1 — общий вид стром на стебле растения; 2 — разрез стромы.

Мицелий паразита распространяется в растении диффузно, по межклетникам, а в зоне зачатка соцветия его гифы внедряются в клетки сосудистых пучков. Перитеции развиваются только на побегах, содержащих соцветия.

Период активной жизнедеятельности гриба очень короткий, всего 2—3 месяца. Остальное время он находится в состоянии покоя. Мицелий его зимует в корневищах многолетних злаков. Из них вырастают диффузно пораженные побеги. Из года в год инфекция нарастает.

У тех злаков, которые могут цвести при поражении чехловидной болезнью (например, у овсяницы красной, мятликов, полевицы), гифы гриба распространяются в завязь и из нее формируется зерно, содержащее внутреннюю инфекцию. В этих случаях гриб распространяется с семенами. У других злаков, например ежи сборной, он полностью подавляет цветение и образование семян на пораженных растениях наблюдается лишь в очень редких случаях. Каким образом происходит заражение злаков, у которых инфекция не передается с семенами, до сих пор неясно. Предполагают, что в этом случае инфекция может проникать через соломину цветоноса, через пожнивные остатки,



Карта 5. Распространение важнейших спорыньевых грибов.

в результате чего на следующий год развиваются больные растения. У ежи сборной удается искусственное заражение конидиями или аскоспорами через срезанный конец соломины. Косвенным подтверждением такого пути инфекции служит сильное распространение чехловидной болезни на полевице на пастбищах с интенсивным выпасом скота. Возможно, в переносе инфекции принимает также участие муха Phorbia phreniosa, обычно встречающаяся на пораженной чехловидной болезнью еже сборной и содержащая споры паразита.

У многих злаков при поражении чехловидной болезнью подавлено только цветение, а вегетативный рост продолжается, число образующихся побегов может даже увеличиваться. Поэтому заболевание это не очень вредоносно на пастбищах, однако приносит серьезный ущерб при культуре трав на семена.

Для видов рода баласия характерны хорошо развитые головчатые стромы небольших размеров, обычно около 1—3 *мм* длиной. В молодом возрасте они часто имеют белую или желтоватую окраску, а позднее чернеют. В отличие от предыдущего рода стромы образуются на темноокрашенных строматизированных тканях хозяина — псевдосклероциях. Перитеции погружены в ткань стромы, на поверхность выступают только их остиолы. Представители этого рода паразитируют на стеблях осоковых и злаков. (рис. 107).

Грибы рода *клавицепс*, или *спорынья* (Claviceps), образуют темные твердые склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями (рис. 108, табл. 20). Род включает около 30 видов, большинство которых паразитирует на злаках, 3 вида из этого рода развиваются на осоковых — осоках, ситовниках, камышах, а один вид описан на ситниковых, однако известен только в конидиальной стадии.

В цикле развития у всех видов спорыньи есть конидиальное спороношение типа *сфацелия* (Sphacelia, рис. 108, *3*).

Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид рода — *спорынья пурпурная*. Она паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих, особенно часто встречается на ржи, тимофеевке, пырее, костре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграс, молинию и другие травы. Этот вид повсеместно распространен в амфибореальной зоне — в Европе (кроме северных районов

Скандинавского полуострова и Крайнего Севера европейской части СССР), Азии и Северной Америке. Кроме того, он обнаружен в Северной Африке, некоторых районах Австралии и в Южной Америке (Аргентина) (карта 5).

Цикл развития этого гриба установлен более 100 лет назад Л. Р. Тюляном. Он связал в общий цикл три следующие друг за другом стадии, которые ранее считали самостоятельными видами грибов: конидиальную стадию сфацелия, склероции и головчатые стромы с перитециями.

На пораженных спорыньей растениях в соцветиях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета (рис. 108, табл. 20). Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции состоят из сердцевины, покрытой корой из меланизированных толстостенных клеток. Покоящиеся склероции содержат около 3—4% сахаров (трегалозы, глюкозы и др.), до 1% многоатомных спиртов и много липидов. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или с дикорастущих злаков, обитающих по краям полей, межам. Здесь накапливается обычно большое количество склероциев, с чем связано более сильное заражение посевов ржи спорыньей по краям полей.

Прорастание склероциев активируется действием низкой температуры от (—3 до +5° С) в течение длительного времени. Это связано с биологией гриба, так как в природе прорастанию склероциев предшествует холодный зимний период. В лаборатории для активации прорастания достаточно выдержать склероции на холоде 4—6 недель. Однако прорастания склероциев не происходит, пока сохраняется низкая температура. Они не прорастают также и при временных оттепелях весной. Для того чтобы склероции проросли, оптимальная температура (10—20° С) должна держаться достаточно долго. Таким путем достигается строгая согласованность цикла развития паразита с фазами развития растения-хозяина — выбрасывание аскоспор паразита происходит в период массового цветения злаков.

Стромы образуются из клеток сердцевины. На поверхности прорастающих склероциев появляются маленькие бугорки, а затем небольшие трещинки корового слоя. Зачатки стром прорывают кору склероция и вырастают в виде бугорков. Эти бугорки быстро удлиняются, и их концы дифференцируются в шаровидные головки диаметром 1—1,5 *мм*. По периферии головок стром развиваются перитеции. Из каждого склероция обычно развивается несколько стром (табл. 20, рис. 108), их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета.

Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Наиболее сильное заражение наблюдается поэтому при высокой влажности воздуха и холодной, бессолнечной погоде, когда затягивается период цветения злаков, а следовательно, и их восприимчивости к заражению грибом. Поэтому спорынья наиболее распространена в северных и северо-западных районах европейской части СССР.

После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна их пробить и заражение не происходит. Если цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают и их ростковые трубки проникают в завязь. Заражение происходит через рыльце или меристематические ткани у основания завязи.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба — сфацелия (рис. 108). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, образующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Она имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров. Предполагают, что ее образует растение в результате заражения. Обычно в этот период в завязи накапливается крахмал, но при развитии гриба он не синтезируется. Возможно, паразит образует соединения, ингибирующие биосинтез крахмала в растении, и сохраняет таким способом сахара в доступной для себя форме. Спорынья не образует амилазы и не может гидролизовать крахмал.

«Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. В период конидиального спороношения спорыньи вокруг зараженных колосьев обычно кружится масса насекомых, переносящих «медвяную росу» с конидиями паразита. Конидии могут распространяться не только насекомыми, но и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, при стекании капель «медвяной росы» с пораженных колосьев, а после ее высыхания конидии могут переноситься ветром. Возможность такого распространения конидий спорыньи подтверждают наблюдения, показывающие, что на участках поля, не защищенных от ветра, поражение растений спорыньей в 3—4 раза выше, чем на защищенных от ветра участках. Распространение спорыньи происходит в основном за счет вторичной инфекции конидиями.

Время образования склероциев зависит от погоды. Во влажную погоду первые склероции можно обнаружить уже через неделю после

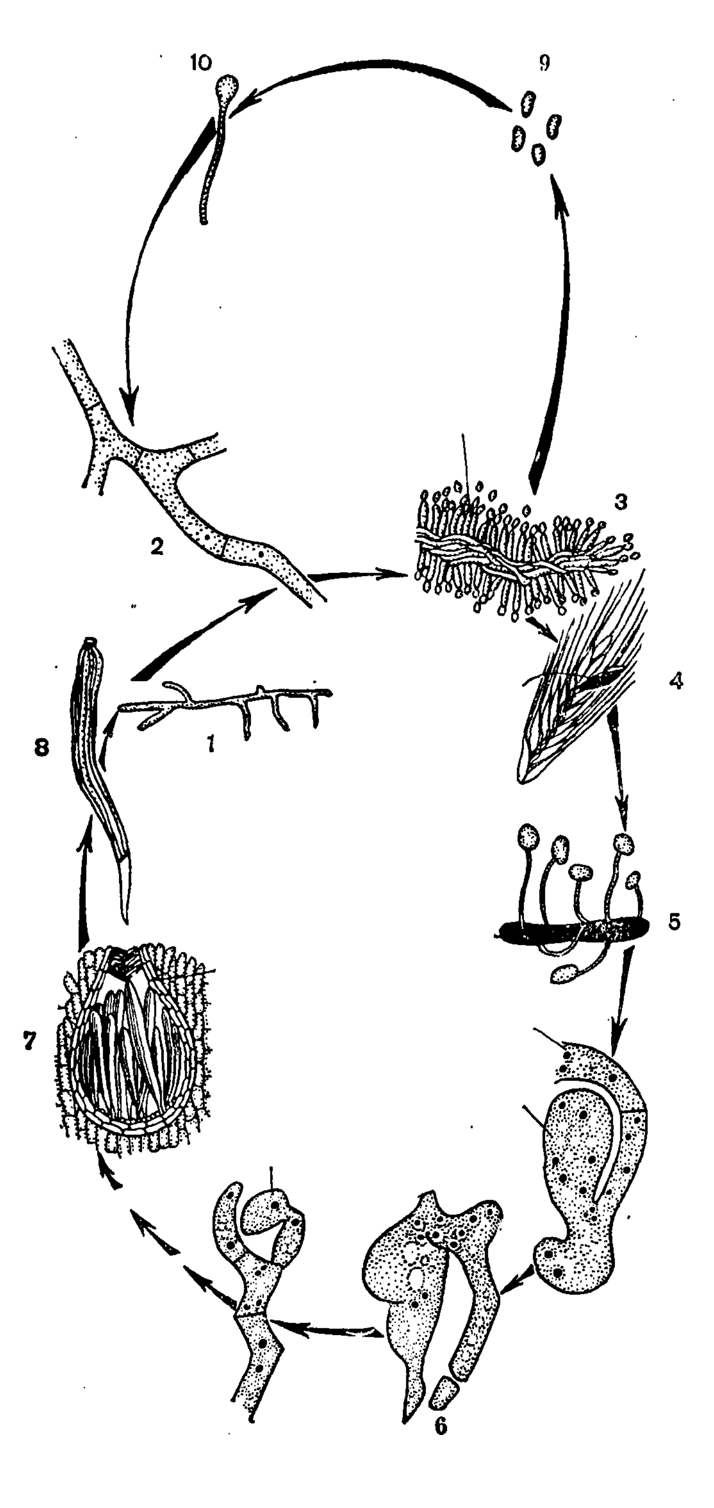


Рис. 108. Цикл развития спорыньи пурпурной (Claviceps purpurea):

1 — проросшая аскоспора; *2* — мицелий; *3* — конидиальное спороношение — сфацелия; *4* — склероций; *5* — склероций, проросший стромами; *6* — половой процесс; *7* — перитеций с сумками; *8* — сумка с аскоспорами; *9*, *10* — конидии.

появления «медвяной росы», а в сухую — через две недели. Развитие склероциев происходит медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание происходит ко времени созревания зерна. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба. Часто гибнут также завязи и соседних с пораженным цветков.

Склероции спорыньи пурпурной с разных хозяев различаются не только по форме и размерам, но и по способам их распространения. Крупные склероции на ржи обычно распространяются человеком (при уборке урожая, с зерном и т. д.). У этого же гриба на водном злаке глицерии образуются рыхлые склероции, содержащие в тканях много воздуха и распространяющиеся водой. На вейнике склероции срастаются с цветковыми чешуями, образующими летучки, и легко переносятся ветром, а на коротконожке склероции имеют крючки, также образованные из цветочных чешуй, и распространяются животными, переносящими их на шерсти.

У спорыньи пурпурной наблюдаются интересные случаи разнохозяйственности, очень редкие у аскомицетов (стр. 180) и связанные с разрывом во времени созревания аскоспор паразита и цветения основного хозяина. Так, перитеции спорыньи часто созревают за 1—2 недели до цветения ржи. В этих случаях аскоспоры заражают раннецветущие дикие злаки, к моменту цветения ржи на них уже развиваются конидии, которые и заражают рожь. Интересный случай разнохозяйственности описан К. Ш т е г е р о м у спорыньи, развивающейся на коротконожке. Склероции гриба, образующиеся на этом растении, прорастают весной, когда коротконожка еще не цветет, но цветет бор развесистый, встречающийся обычно в тех же биоценозах. Аскоспоры заражают цветки бора, и в них развивается конидиальная стадия гриба. К моменту ее образования начинается цветение коротконожки, конидии заражают ее завязи и здесь начинают развиваться склероции паразита.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья в незначительной степени снижает их урожай. Вред, причиняемый спорыньей ржи, сейчас практически не имеет значения. Повышение культуры земледелия (тщательная очистка семян, своевременная и высококачественная обработка почвы) резко снизило поражение посевов этим грибом. Сейчас его можно найти в основном по краям полей, где источником инфекции служат дикорастущие злаки. Обычно гриб поражает не более 1% растений, а снижение урожая колеблется в пределах 0,3—5%.

Сильнее страдают от спорыньи кормовые злаки, особенно многолетние — тимофеевка, ежа, костер безостый и др. Число склероциев в одном соцветии достигает у них часто 20—70. Очистка семян от склероциев очень трудна, так как они сильно варьируют в размерах. Часто склероции покрыты цветковыми чешуями и внешне неотличимы от семян (например, склероции на мятлике).

Практическое значение спорыньи определяется, однако, в первую очередь не снижением урожая или ухудшением качества семян под действием этого гриба, а токсическим действием алкалоидов, содержащихся в склероциях. Спорынья — один из наиболее давно известных ядовитых (токсических) грибов. Вызываемый алкалоидами спорыньи токсикоз сейчас у людей бывает очень редко, а алкалоиды этого гриба широко используются в медицине. Однако в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе, а в периоды сильных вспышек уносил большое число жертв, приближаясь по их количеству к таким заболеваниям, как чума и холера.

Клавицепсотоксикоз, или эрготизм, обусловлен способностью алкалоидов спорыньи вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и их действием на нервную систему. Он известен в двух формах — гангренозной (так называемый «антонов огонь») и конвульсивной («злые корчи»). В французской рукописи конца X в. так описана вспышка эрготизма: «...ужасные бедствия распространились среди людей, скрытый огонь, съедающий конечности и тело». В этой рукописи описана вспышка эрготизма в Лиможе в 994 г., унесшая 40 000 жертв. Распространение эрготизма в Западной и Центральной Европе было так велико, что в 1095 г. папа Урбан II основал орден св. Антония, в задачи которого входило лечение людей, страдающих эрготизмом. Отсюда произошло и старинное название болезни — «огонь св. Антония» или «антонов огонь».

Долгое время эта болезнь оставалась загадочной. Хотя спорынья была описана впервые в 1582 г. (А. Лоницер), предположение о связи вспышек эрготизма с употреблением в пищу продуктов из зерна, зараженного спорыньей, было высказано почти через 200 лет. Подробное исследование эрготизма и его этиологии было проведено А. Тессье в 1777 г., во время эпидемии эрготизма в Солони. Им были воспроизведены в опытах на животных симптомы токсикоза.

С X по XIX в. вспышки эрготизма систематически повторялись в Западной и Центральной Европе. В России это заболевание впервые упоминается в Троицкой летописи в 1408 г. Вероятно, спорынья появилась в России значительно позднее, чем в Западной Европе, в результате заноса гриба (А. Х. Саркисов).

Последняя крупная вспышка этого токсикоза произошла в 1816 г. в Бургундии. Небольшие вспышки наблюдались в Европе в годы второй мировой войны. Поэтому укрепился взгляд на эрготизм как болезнь прошлого. Однако в 1951 г. в поселке Понт-Сен-Эспри во Франции вспыхнула эпидемия странной болезни. Предполагали, что это неизвестная вирусная инфекция или ртутное отравление. Поражалась в первую очередь нервная система. По данным, опубликованным в 1965 г., болели 300 жителей поселка, а 5 из них погибли. Даже в 1965 г. последствия токсикоза удалось ликвидировать не у всех больных, пораженных им. Этот случай произвел такое впечатление, что о нем была даже написана книга «День огня св. Антония». Наиболее вероятная причина болезни, по мнению многих специалистов,— отравление склероциями спорыньи с повышенным содержанием производных лизергиновой кислоты, обладающих нейротропным действием.

Нередко наблюдается эрготизм у животных. Он вызывается обычно скармливанием сена, пораженного спорыньей, и проявляется как в гангренозной, так и в судорожной форме.

Заболевания животных, сходные с клавицепсотоксикозом или эрготизмом, вызываются также склероциями другого вида спорыньи — *клавицепса паспалюма* (Claviceps paspali). Этот гриб развивается на дикорастущих злаках из рода паспалюм — пальчатой траве или пальчатой гречке, паспалюме расширенном и др. В отличие от спорыньи пурпурной распространение этого вида ограничено только эвритропической и эврисубтропической зонами (карта). В нашей стране он встречается только в низменной полосе Западной Грузии и на Каспийском побережье Азербайджана.

По циклу развития этот вид сходен с предыдущим. После заражения цветков аскоспорами на колосках развивается конидиальное спороношение типа сфацелия, с очень обильным выделением «медвяной росы», стекающей на листья и стебли растений. Позднее в таких цветках развиваются склероции размером 2—5 *мм*, светло-коричневые, неправильно шаровидные, обычно с бугорчатой растрескивающейся поверхностью. Цветковые чешуи широко раскрываются и срастаются со склероцием. В одном колосе образуется до 50 склероциев, их форма резко меняется. Если здоровые колосья тонкие, прямые и правильно четырехрядные, то больные утолщены, имеют неправильную форму и выглядят взъерошенными (рис. 109). После перезимовки склероции прорастают несколькими головчатыми стромами желтого цвета. Ди-

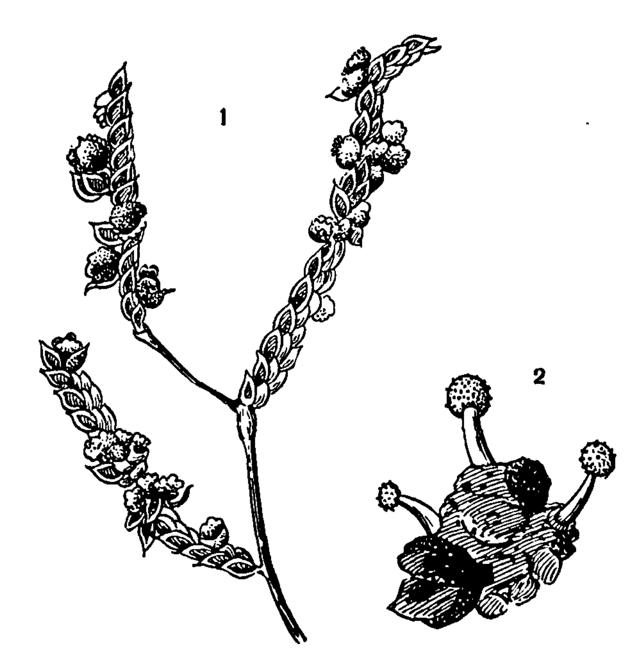


Рис. 109. Спорынья паспалюма (Claviceps paspali):

1 — пораженный колос паспалюма со склероциями; *2* — проросший склероций.

аметр головки стромы 0,5—2 *мм*, длина ножки, как и у спорыньи пурпурной, зависит от глубины залегания склероция в почве. Этот гриб может паразитировать и на некоторых видах проса. Его довольно узкий ареал определяется, по-видимому, температурными требованиями. Он очень плохо переносит низкую температуру зимой, особенно в условиях повышенной влажности, в которых он обычно развивается.

Заболевание животных, вызываемое склероциями этого гриба, было известно в Америке еще в прошлом столетии. У нас в стране оно впервые зарегистрировано в 1942 г. в Закавказье. Токсикоз связан с поражением центральной нервной системы под действием алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба, и проявляется в расстройстве координации движений животного, в связи с чем получил местное название «бандала» («пьяная походка»). При длительном кормлении зараженным склероциями гриба сеном или травой животные гибнут. Токсикоз наблюдается у лошадей, крупного рогатого скота и овец.

Алкалоиды спорыньи широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний. В официальную медицину спорынья была введена в начале XIX в., тогда же было начато и изучение алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба. Однако еще задолго до изучения действующих компонентов склероциев их широко применяли в акушерстве. Использование их в медицине упоминается уже в работах А. Лоницера (1582) и Р. Я. Камерариуса (1688).

Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов. Классические алкалоиды спорыньи — производные лизергиновой и изолизергиновой кислот. Наиболее ценны для медицины пептидные алкалоиды, в состав которых входят лизергиновая или изолизергиновая кислота, пептид и пировиноградная кислота или ее производные. Некоторые производные лизергиновой кислоты (амид, диэтиламид) обладают галлюциногенными свойствами. Первый химически чистый алкалоид из этой группы был получен в 1918 г., а в 1943 г. осуществлен химический синтез диэтиламида лизергиновой кислоты — препарата ЛСД.

Вторая группа — клавиновые алкалоиды (агроклавин, элимоклавин и др.) — известна относительно недавно. Алкалоиды этой группы содержатся в больших количествах в склероциях спорыньи на дикорастущих злаках в Африке и на Дальнем Востоке. В склероциях спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма содержатся алкалоиды из обеих групп. Клавиновые алкалоиды обнаружены также у некоторых дейтеромицетов (Aspergillus fumigatus, Penicillium spp.) и зигомицетов (Rhizopus nigricans). В семенах некоторых вьюнковых из Центральной Америки (ипомея и др.) обнаружен пептидный алкалоид эргозин. Эти растения входили в состав ритуального лекарства древних ацтеков и индейцев Мексики, обладавшего галлюциногенными свойствами.

Биологическое действие алкалоидов спорыньи многообразно. Они вызывают сокращение сосудов и других органов с гладкими мышцами, обладают нейрогуморальным действием, являясь антагонистами адреналина, влияют на деятельность центральной нервной системы.

Алкалоиды содержатся только в склероциях гриба в количестве 0,0001—0,75%. Обычно присутствует смесь алкалоидов всех групп в разных соотношениях.

В промышленном производстве алкалоидов спорыньи принципиально возможны три метода: получение их из склероциев, выращенных на растениях, биосинтез алкалоидов в сапрофитной культуре спорыньи и частичный или полный химический синтез алкалоидов. В отношении последнего способа получения алкалоиды напоминают антибиотики. Хотя их синтез и возможен, он экономически невыгоден.

Наиболее экономически выгодным способом получения пептидных алкалоидов до настоящего времени остается культура спорыньи на ржи. В ранний период промышленного производства алкалоидов склероции собирали на естественно пораженных полях. В 1930—1940 гг. были разработаны методы искусствен-

ного разведения спорыньи на ржи. Для заражения растений в поле используют взвесь конидий гриба, полученных в сапрофитной культуре или на ржи в теплице. Полученных с 1 $м^2$ растений в теплице конидий достаточно для заражения 0,1—0,2 *га* поля. Заражение проводят при помощи специальных машин или инокуляционных пистолетов.

Для разведения в искусственной культуре используют тщательно отселекционированные штаммы спорыньи с высоким содержанием нужной группы алкалоидов. Если в дикорастущих склероциях содержание алкалоидов колеблется обычно в пределах 0,027—0,24%, то в искусственной культуре селекционных штаммов их содержание более стабильно и составляет 0,4—0,6%. Для увеличения урожая склероциев применяют агротехнические приемы, удлиняющие период цветения ржи,— посев в разные сроки, разная глубина заделки семян. Наилучшее их развитие наблюдается при влажности воздуха до 74%, ее снижение уменьшает урожай склероциев.

Сбор склероциев производится вручную или машинами. Урожай их составляет 50—100 *кг/га*, а в годы с благоприятными погодными условиями — до 150—200 *кг/га*.

Недостатки этого метода — получение в год только одного урожая склероциев, сильное влияние погоды на урожай. Так, снижение влажности воздуха на 1,5% приводит к снижению урожая склероциев на 4,5%. Поэтому уже давно делались попытки освоения сапрофитной культуры спорыньи для получения алкалоидов. Первый патент на такой метод был получен в 1910 г., однако лишь в последние 20 лет удалось получить в глубинной и поверхностной культуре спорыньи достаточно высокий и стабильный выход алкалоидов клавиновой группы и простых производных лизергиновой кислоты. В сапрофитной культуре используются обычно селекционные штаммы спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма, выход алкалоидов у которых составляет от 600 *мг* до 1—2 *г* на 1 *л* культуры. У исходных диких штаммов их выход 10—100 *мг/л*.

Получение в культуре пептидных алкалоидов разрабатывается сейчас во многих странах — СССР, США, ФРГ, Канаде, Швеции, Японии и др. Биосинтез может быть направлен в сторону образования фармацевтически ценных пептидных алкалоидов, и в этом направлении проводятся интенсивные поиски.

Грибы рода *кордицепс* (Cordyceps) — паразиты насекомых, значительно реже пауков, грибов. Их стромы развиваются из плотной массы мицелия, заполняющей тело хозяина,— эндосклероция или псевдосклероция. Размеры и форма стром разнообразны. Они могут быть очень длинными, нитевидными, как у *кордицепса удлиненного* (C. elongata), цилиндрическими, булавовидными или головчатыми. У одних грибов они очень мелкие, не превышающие 1,5—2,5 *мм* в длину; у других могут достигать длины 20—30 *см*. Стромы разнообразно окрашены — беловатые, серые, желтые, оранжевые, красные, коричневые, зеленые и черные. Перитеции образуются обычно только на части стромы, а ножка остается стерильной. Сумки цилиндрические, очень длинные, от 80 до 700 *мкм* длиной. Аскоспоры нитевидные, многоклеточные, по длине равны сумкам, в зрелости после выбрасывания из перитеция распадаются на одноклеточные фрагменты. Обычно в цикле развития присутствует конидиальная стадия.

Род включает около 200 видов. Большинство из них паразитирует на насекомых из различных отрядов — жуках, бабочках, перепончатокрылых, полужесткокрылых, прямокрылых, равнокрылых и двукрылых. Только 3 вида этого рода паразитируют на пауках. Несколько грибов из рода кордицепс паразитируют на грибах. Два из них развиваются на склероциях спорыньи и встречаются в Европе (C. clavicipitis) и Японии (C. clavicipiticola). Два других вида часто встречаются на подземных клейстотециях оленьего трюфеля (Elaphomyces) в умеренной зоне северного полушария.

Большинство грибов рода кордицепс обитает в голарктической зоне (Европа, Азия, Северная Америка, Северная Африка). Космополитом является только один вид — *кордицепс бугорчатый* (C. tuberculata). Широта ареалов голарктических видов различна. Одни из них встречаются во всех районах зоны, как *кордицепс военный* (C. militaris), *кордицепс головчатый* (C. capitata) и *кордицепс офиоглоссовидный* (C. ophioglossoides). У других ареалы очень небольшие. Например, 5 видов, паразитирующих на цикадах, известны только в Японии, а *кордицепс китайский* (C. sinensis) встречается только в Северном и Центральном Китае.

Один из наиболее распространенных в умеренной зоне представителей этого рода — кордицепс военный — развивается на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Его часто можно встретить на куколках коконопрядов из родов гастропаха, дендролимус и других.

Аскоспоры этого гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают, и их ростковые трубки внедряются в тело хозяина через дыхальца или непосредственно через покровы, гидролизуя хитин. Гифы гриба развиваются в теле насекомого и образуют цилиндрические гифенные тела, постепенно запол-

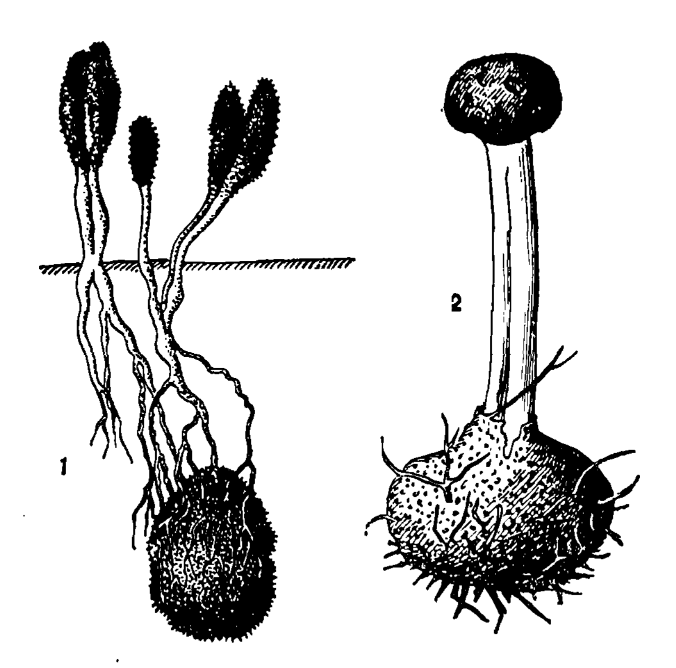


Рис. 110. Кордицепсы, паразитирующие на оленьих трюфелях:

1 — кордицепс офиоглоссовидный (Cordiceps ophioglossoides); *2* — кордицепс головчатый (C. apitata)

няющие все тело хозяина. После гибели куколки и использования грибом всего содержимого в ее покровах образуется твердая гифенная масса псевдосклероция. Осенью псевдосклероции прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными головчатыми стромами высотой 4—6 *см* и толщиной 0,5—1 *см* (табл. 20), поднимающимися над поверхностью почвы.

Кордицепс военный редко вызывает эпизоотии, однако иногда находят большие группы его custom (более 200 custom на одном участке).

При искусственном заражении куколок конидиями из культуры их гибель наблюдается уже через 5 дней, а через 45—60 дней развиваются стромы с зрелыми перитециями.

У кордицепса бугорчатого, встречающегося во всех зонах земного шара на взрослых бабочках, развивается белый мицелий, покрывающий тело насекомого и прикрепляющий его к субстрату. Многочисленные стромы выходят из разных частей тела хозяина. Их форма сильно варьирует, от короткоцилиндрических до булавовидных. Верхняя часть строми, несущая перитеции, желтоватая или серая, длиной 2—11 *мм* и толщиной 1,2—2 *мм*. Ножка коричневая, толщиной 0,5—2 *мм*.

Кордицепс китайский, обитающий в Китае на личинках бабочек из семейства тонкопрядов, образует цилиндрические или веретеновидные стромы черного цвета, выходящие всегда из головы насекомого и достигающие 4—7 *см* в длину. В сухом виде эти стромы используют в пищу.

Ткани насекомых, убитых кордицепсами, не заселяются бактериями и не разлагаются. Это связано с образованием грибом антибиотика кордицепина, выделяемого в ткани хозяина и защищающего субстрат от заселения микроорганизмами. Такое приспособление к защите субстрата от конкурентов наблюдается у многих грибов, паразитирующих как на растениях (Penicillium expansum, Trichothecium roseum), так и в тканях животных (Trichophyton). Если такой антибиотик образуется паразитом в процессе его развития на живом хозяине, он может играть определенную роль в патогенезе. Кордицепин в этом плане пока не изучен, неизвестно также его действие на насекомых.

Кордицепс офиоглоссовидный и кордицепс головчатый, паразитирующие на плодовых телах различных видов оленьего трюфеля, распространены во всех районах голарктической зоны. Мицелий этих грибов проникает через перидий в клейстотеций хозяина и образует в нем псевдосклероций. Форма и окраска клейстотеция при этом не меняются. Иногда мицелий паразита покрывает часть плодового тела хозяина, образуя ризоморфы или сплетения гиф (рис. 110).

Стромы кордицепса офиоглоссовидного развиваются летом и осенью. Они булавовидные, постепенно расширяющиеся к вершине, часто уплощенные (рис. 110), высотой 4—10 *см*, оливково-черные, оливково-коричневые или черные. Нижняя часть строми желтоватая, желтый мицелий паразита окружает в почве плодовое тело оленьего трюфеля. Иногда этот вид встречается в большом количестве. Его ареал совпадает с ареалом хозяина.

У кордицепса головчатого образование custom происходит в октябре—ноябре. Стромы головчатые, их верхняя шаровидная часть хорошо отграничена от ножки, темная, красно-коричневая или оливково-коричневая, поверхность ее выглядит точечно-шероховатой от слегка выступающих остиол перитециев, диаметр 5—20 *мм*. Ножка строми обычно уплощена и искривлена, длиной 3—8 *см*, желтая с волокнистой поверхностью.

Единственный род из порядка спорыньевых, у представителей которого не образуются ни стромы, ни субикулюм, а перитеции развиваются на мицелии, — *бария* (Barya). В нем известны два очень редких вида: *бария паразитическая* (B. parasitica), обитающая на перитециях аскомицетов из рода *бертия* (Bertia), и *бария лишайниковая* (B. lichenicola), встречающаяся на лишайниках. У этих видов на перитециях или талломе хозяина образуются белые дерновинки мицелия, на которых развиваются

грушевидные, оливково-серые перитеции с сочным перидием из толстостенных округлых клеток.

В тропиках на стеблях бамбука развиваются спорыньевые с крупными стромами неправильно шаровидной или подушковидной формы. У *микомалюса бамбукового* (Mycomalus bambusinus) стромы до 6 *см* в диаметре, жесткомясистые, шаровидные или чаще клубневидные. Перитеции в них располагаются полоской по экватору стромы, сверху и снизу строма стерильна. По форме и окраске стромы этого гриба напоминают яблоко, что и отразилось в его родовом названии. Другой тропический вид — *аскополипорус разноцветный* (Ascopolyporus polychrous) — образует клубневидные или копытообразные стромы до 7 *см* в диаметре, по внешнему виду напоминающие плодовые тела трутовиков. Перитеции образуются в нижней части стромы, их остиолы придают ей пористый вид, что еще больше увеличивает сходство этого гриба с трутовиками.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ДИСКОМИЦЕТЫ

Плодовые тела дискомицетов — апотеции. Аскоспоры их освобождаются активно. Исключение — порядок трюфелевых (Tuberales), у которых освобождение аскоспор происходит после разрушения перидия.

ПОРЯДОК ГЕЛОЦИЕВЫЕ (HELOTIALES)

Гелоциевые грибы характеризуются сумками, которые открываются не в виде крышечки на верхушке, как сумки пецицевых грибов (стр. 191), а в виде трещины или поры. Пора обычно довольно хорошо видна в утолщенной стенке верхушки сумки (рис. 121). Плодовые тела гелоциевых в большинстве случаев — типичные апотеции сравнительно малых размеров. Самые маленькие из них не крупнее 0,02 *мм* в диаметре, а большие достигают лишь 2—3 *см* в высоту и в диаметре. Плодовые тела еще более крупные встречаются очень редко. Таким образом, в среднем апотеции гелоциевых имеют диаметр 1—3 *мм*.

Анатомическое строение апотециев у гелоциевых имеет характерные для всех типичных апотециев черты. Однако для апотециев некоторых представителей этого порядка характерно упрощенное строение, вследствие чего в них отсутствует внутренняя ткань — мякоть — между внешним э к с ц и п у л о м (оболочкой апотеции) и с у б г и м е н и е м (сплетение гиф под гимением). Такие апотеции состоят только из гимения, тонкого субгимения и гомогенного внешнего эксципула. Апотеции гелоциевых нередко имеют хорошо развитую тонкую ножку (рис. 111).

Споры гелоциевых очень часто асимметрические, многоклеточные, но всегда с гладкой оболочкой. В некоторых семействах встречаются представители с окрашенными спорами.

Гелоциевые грибы — обитатели различных растительных субстратов. Лишь немногие виды можно отнести к напочвенным сапротрофам. Почти полностью отсутствуют представители таких экологических групп, как карбофилы и копрофилы, среди которых можно обнаружить немало пецицевых грибов.

Многие виды гелоциевых грибов активно разлагают субстрат, на котором произрастают. Во время осеннего листопада земля под деревьями в лесу покрывается слоем пожелтевших листьев осины, березы, ольхи, клена. Но еще до того, как ляжет белый зимний покров, от листьев остаются только черешки и жилки. Основную роль в процессе разложения этих листьев сыграл маленький гелоциевый гриб Hymenoscyphus caudatus, плодовые тела которого обильно встречаются в смешанных лесах средней полосы СССР с первой половины сентября до половины октября.

Многие гелоциевые грибы разлагают различные компоненты лесного опада. Важность их роли в круговороте веществ в природе очевидна. Можно подсчитать, что если не было бы грибов, то слой лесного опада увеличивался бы в год примерно на 3—5 *см* и за 100 лет достиг бы толщины в несколько метров.

Наиболее благоприятным местообитанием гелоциевых грибов являются сообщества высокотравья. Здесь на прошлогодних, отмерших стеблях происходит массовое развитие самых различных гелоциевых грибов.

Большинство гелоциевых грибов является сапротрофами, но во многих семействах встречаются и паразитные виды. Почти все грибы из семейства склеротиниевых (Sclerotiniaceae) — паразиты.

Во многих случаях паразитический образ жизни связан с увеличением значения конидиальной стадии в цикле развития. У сапротрофных видов конидиальное плодоношение встречается сравнительно редко.

Половой процесс у гелоциевых грибов осуществляется с помощью спермациев, которые выполняют роль мужских половых клеток. Спермации развиваются в особых органах — с п е р м и д и я х. Иногда их называют и м и-

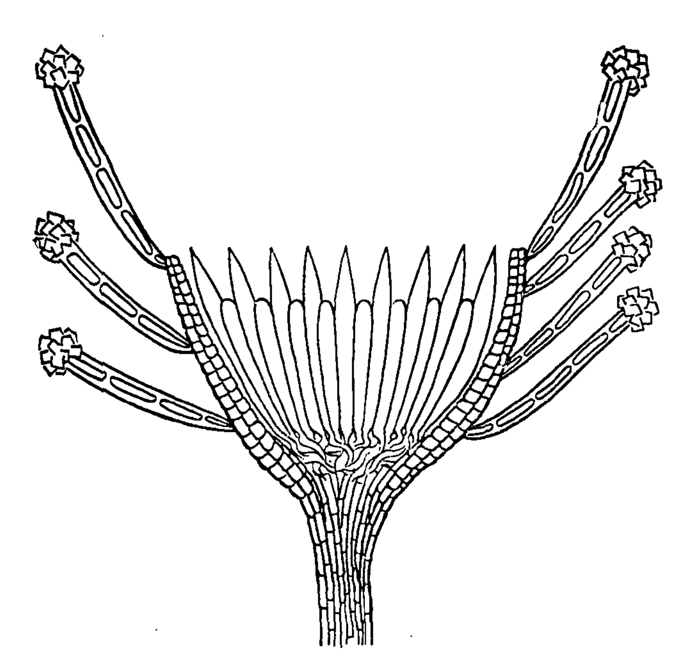


Рис. 111. Строение плодового тела гелоциевого гриба.

кроконидиями, но, в отличие от настоящих конидий (макроконидий), они не служат средством распространения гриба.

Примером полового процесса у гелоциевых грибов может служить оплодотворение у представителя семейства склеротиниевых Stromatinia gladioli.

Спермидии этого гриба состоят из пучка разветвленных сперматофоров, вырастающих из одной клетки воздушного мицелия. Они похожи на маленькие млечные капельки, диаметром 1,5 *мм*. Спермации развиваются в больших количествах. Они шаровидные, диаметром 1,2 — 1,8 *мкм*, погружены в слизистую жидкость, которая при высыхании приобретает восковидную консистенцию, но легко растворяется в воде.

Женские половые органы у S. gladioli вырастают из стромы в виде столбиков, высотой 0,8 — 1,9 *мм* и шириной 0,4 — 0,8 *мм*. Они светло-коричневые, покрыты волосками и тонким слоем слизистого вещества. Внутри столбика можно видеть аскогон, состоящий из закрученных гиф с редкими перегородками и многоядерными клетками. От аскогона вырастают к верхушке столбика трихогинные гифы. Оптимальная температура для развития женских половых органов гриба S. gladioli — + 13° — 24°. Спермации, попавшие на верхушки столбиков, оплодотворяют аскогон, что сопровождается развитием апотециев. Обычно столбик с аскогоном разветвляется после оплодотворения и дает начало нескольким зачаткам апотециев. Апотеции развиваются в течение двух недель после оплодотворения.

S. gladioli — гетероталличный вид: аскогоны не оплодотворяются спермациями с того же мицелия. Оплодотворение может осуществляться спермациями с мицелия другого полового типа.

У других гелоциевых грибов половой процесс осуществляется в основном таким же путем. Различия зависят от того, в какой стадии развития вегетативных органов гриба появляются спермидии и аскогоны.

Обычно это происходит раньше, чем у S. gladioli, аскогоны которого развиваются лишь после того, как уже практически закончился вегетативный рост гриба и образовалась строма, где откладываются питательные вещества, используемые после периода покоя. Наблюдать аскогоны довольно трудно, и поэтому половой процесс описан детально лишь у некоторых видов.

Спермации известны у многих видов из всех семейств гелоциевых грибов, и экспериментально установлено, что среди последних есть и гетероталличные, и гомоталличные виды.

СЕМЕЙСТВО ГЕОГЛОССОВЫЕ (GEOGLOSSACEAE)

Это семейство объединяет немногочисленную группу гелоциевых грибов, характеризующихся сравнительно крупными булавовидными или лопатовидными плодовыми телами. За редким исключением, они почти всегда — напочвенные сапротрофы; плодовые тела их могут достигать 10 *см* высоты и 2 *см* в диаметре. Плодовые тела геоглоссовых имеют хорошо развитую ножку, и по строению они являются модифицированными апотециями, у которых выпуклый диск вырос в вытянутую верхнюю часть плодового тела и гимений покрывает наружную поверхность образовавшейся таким образом шляпки (рис. 112).

У геоглоссовых грибов преобладают длинные цилиндрические многоклеточные споры, которые у представителей родов *геоглоссум* (Geoglossum) и *трихоглоссум* (Trichoglossum) окрашены в бурый цвет. Одноклеточные споры встречаются у некоторых грибов рода *микроглоссум* (Microglossum), у более примитивных представителей семейства *спрагуола* (Spragueola) и др. Геоглоссовым грибам весьма характерно сильное и разнообразное развитие верхних клеток парафиз. Они часто расширены, имеют различную форму и выступают над сумками, образуя эпитеции.

Обычные представители геоглоссовых грибов в лесах умеренного пояса — *спатулария* (Spathularia flavida) и *кудония* (Cudonia circinans), произрастающие на подстилке в ельниках и смешанных хвойных лесах. Нередко они образуют «ведьмины круги», и в одном месте можно найти десятки плодовых тел. Оба вида считают съедобными грибами, но они не имеют практического значения из-за малого размера плодовых тел.

В болотах и на заболоченных лугах нередко можно увидеть черные булавовидные плодовые тела *трихоглоссума волосистого* (Trichoglossum hirsutum). Этот гриб влаголюбив, как и остальные представители этого семейства. Его плодовое тело покрыто многочисленными темно-бурыми игловидными щетинками, так что весь гриб кажется бархатистым. Споры трихоглоссума волосистого длинные, цилиндрические, шестнадцатиклеточные, окрашенные в бурый цвет.

В сумке они расположены параллельно друг другу, в одном пучке. Из-за этой особенности они не могут освобождаться одновременно или почти одновременно, как споры других дискомицетов, а выбрасываются из сумок в определенной последовательности. Когда сумка созревает, она лопается: в ее верхней части образуется небольшое круглое отверстие. Тотчас же одна из спор выдавливается в открывшуюся пору, полностью закупоривая сумку. Под влиянием гидростатического давления в сумке эта спора выдавливается из нее (рис. 113). Пока не выйдет около половины споры, она двигается очень медленно. Затем спора быстро набирает скорость и в конце концов выбрасывается с такой быстротой, что за ней нельзя уследить до тех пор, пока ее движение не замедлится вследствие сопротивления воздуха и она не промелькнет на расстоянии около 0,5 *см* от поверхности плодового тела. Немедленно после выбрасывания одной споры ее место занимает другая, закрывающая пору на верхушке сумки прежде, чем сумка подвергнется какому-либо съеживанию. Эта спора, в свою очередь, вылетает через несколько секунд после первой и так далее, пока не будет выброшен весь комплект из восьми спор. После выбрасывания последней споры сумка быстро съеживается, поскольку больше нет спор, которые действовали бы в качестве временной пробки.

Выбрасывание спор у грибов родов трихоглоссум и геоглоссум характеризуется также тем, что оно происходит не «взрывами» в ответ на механический толчок от соприкосновения с апотециями или от движения воздуха, как у большинства дискомицетов, а в виде постепенного процесса, который усиливается под влиянием солнечной радиации. Поэтому указанный тип выбрасывания спор называется р а д и о с е н с и т и в н ы м, в отличие от более распространенного т а к т и о с е н с и т и в н о г о («взрывами», «залпами»).

Многие виды геоглоссовых — гигрофилы или умеренные гигрофилы. Обычно их можно найти во влажных местообитаниях. Эти грибы также сравнительно теплолюбивы, и ареал многих видов совпадает с распространением широколиственных пород, хотя они и предпочитают смешанные и хвойные леса. На Дальнем Востоке встречается самая богатая в Советском Союзе флора геоглоссовых. В сезон муссонных дождей в хвойно-широколиственных лесах Хабаровского края и Приморья почти на каждом шагу встречаются черные палочки геоглоссума и трихоглоссума. Видовое разнообразие их здесь также большое.

Рис. 112. Гелоциевые:

1 — трихоглоссум волосистый (Trichoglossum hirsutum); *2* — митруля палюдоза (Mitru a paludosa).

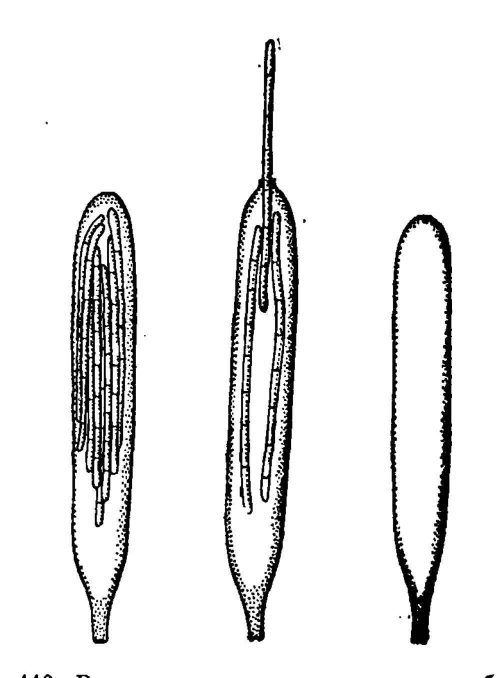


Рис. 113. Выход аскоспор у гелоциевого гриба.

Наряду с ними на Дальнем Востоке растут и Microglossum fumosum оливкового и Microglossum rufum оранжевого цвета. Эти виды распространены и в Северной Америке. Они свидетельствуют о тесных связях между грибной флорой Северной Америки и Восточной Азии.

СЕМЕЙСТВО СКЛЕРОТИНИЕВЫЕ (SCLEROTINIACEAE)

Наиболее характерный признак всех грибов этого семейства — наличие склероция или стромы, из которых вырастают апотеции. Подавляющее большинство видов этого семейства — паразиты. Образование их склероциев связано с особенностями их жизненных циклов.

Апотеции склеротиниевых грибов развиваются, как правило, весной. Исключение составляют сапротрофные виды рода *рутстроемия* (Rutstroemia), которые причисляются к осенним грибам. Из почвы появляются крупные, более 1 *см* в диаметре, коричневые бокальчики Sclerotinia tuberosa (табл. 21). Их можно всегда найти только в растительном сообществе с ветреницами. Если выкопать ножку гриба, то оказывается, что она начинается из крупного шаровидного черного склероция на корневище ветреницы. Другие склеротиниевые грибы можно встретить на прошлогодних мумифицированных цветках или плодах разных растений: на сережках осины, березы, ольхи, на плодах березы и осоки, на ягодах брусники, голубики, клюквы, на диких яблоках и грушах. Встречаются они на стеблях тростника и осоки, а также на многих субстратах.

Отмечено, что склеротиниевые грибы плодоносят одновременно с цветением их растений-хозяев. Это тесно связано с биологией распространения склеротиниевых грибов.

Апотеции склеротиниевых грибов обладают позитивным фототропизмом, в результате которого они всегда стремятся к свету. Благодаря этому апотеции вырастают из склероциев, которые часто погружены в почву или в слой прошлогоднего опада, к открытому воздуху и выбрасывают аскоспоры так, что они захватываются и разносятся ветром. Аскоспоры выбрасываются из сумок силой осмотического давления, когда лопаются поры в утолщенных верхушках сумок. Это случается, если, например, ветер сотрясает апотеции, что служит толчком для одновременного открывания всех зрелых сумок в апотеции.

Все зрелые споры разбрасываются одним «залпом» на довольно большое расстояние от плодового тела (например, около 5 *см* у Sclerotinia tuberosa). Склеротиниевые грибы по типу освобождения спор относятся к типично тактиосенситивным дискомицетам.

Споры, попавшие на подходящий субстрат, прорастают, но первичный мицелий обладает очень слабой жизнеспособностью и малой способностью к проникновению в растительные ткани. Это объясняется тем, что аскоспоры склеротиниевых грибов содержат мало питательных веществ. Удачная инфекция обеспечивается лишь в том случае, когда в месте попадания споры имеются определенные питательные вещества и стимуляторы роста, которые встречаются в ранах, в выделениях субкутикулярных тканей или в железистых выделениях рыльцевых клеток. Поэтому лучше всего прорастают те споры склеротиниевых грибов, которые попадают на рыльце их растений-хозяев. Мицелий от проросшей на рыльце споры легко проникает через канал пестика во внутренние части цветка и оттуда — в вегетативные части растения. У многих видов склеротиниевых грибов заражение происходит исключительно через цветки растений-хозяев, чем и объясняется совпадение времени плодоношения гриба со временем цветения растения-хозяина. Некоторые склеротиниевые грибы заражают своего растения-хозяина и через молодые, только что распустившиеся листья, тогда время плодоношения гриба совпадает со временем облиствления.

После удачного заражения склеротиниевые грибы питаются за счет своих растений-хозяев. К настоящим паразитам, которые получают питательные вещества из живых клеток своего хозяина, не убивая их, относятся лишь немногие виды склеротиниевых. Грибы большинства видов относятся к некрогенам и некротрофам, гифы которых сперва убивают клетки и ткани хозяина, а затем питаются уже мертвым органическим веществом. Даже грибы паразитарных видов в начальных стадиях развития являются паразитами и лишь позднее превращаются в некротрофы.

Некоторые грибы (например, Sclerotinia sclerotiorum) проникают при благоприятных условиях в любые части растения-хозяина и уничтожают его, но они бывают скорее исключениями среди склеротиниевых грибов. Большинство видов этого семейства развивается в строго ограниченных частях хозяина: или в стеблях, или в корневищах, листьях, сережках, плодах, где и образуются склероции. Склероции — органы накопления и сохранения пищи. Они у различных представителей склеротиниевых грибов бывают разного типа.

У грибов рода *склеротиния* (Sclerotinia) развиваются клубневидные склероции, свободно образующиеся на воздушных гифах. Их форма зависит от формы тех полостей в органах растения-хозяина, где они развиваются. Если они развиваются без влияния внешнего давления,

они имеют шаровидную форму. В строении склероциев можно различать черную кору и белую (или сероватую) мякоть. Все запасы питательных веществ содержатся в толстых гифах мякоти. Когда из склероциев вырастают апотеции, эти питательные ресурсы используются полностью и склероции превратятся в пустые шарики.

Полые шаровидные склероции характерны для грибов рода *монилиния* (Monilinia). Они образуются под эпидермисом пораженного плода и покрыты снаружи и изнутри черной корой.

Мумиевидные склероции, характерные для грибов рода *циборuя* (Ciboria), подражают форме пораженных органов — сережкам или семенам. Они образуются путем переваривания тканей субстрата и замещения их гифами мякоти.

Типичные склероции у грибов рода *рутстроемия* (Rutstroemia) отсутствуют, вместо них развиваются субстратные стромы. Такая строма видна на поверхности поврежденного листа в виде черной корочки. Эта корочка — кора стромы, которая окружает те ткани субстрата, которые гриб «запасает» для питания. Внутри стромы ткань субстрата пронизана рыхлой сетью сплетения тонких гиф гриба. Примерно в то же время, когда начинают развиваться склероции, появляются и спермации.

Бесполое размножение склеротиниевых грибов осуществляется с помощью конидий, но они встречаются далеко не у всех представителей этого семейства. Конидиальное плодоношение наиболее характерно для представителей родов монилиния и ботриотиния.

Многие склеротиниевые грибы — важные возбудители болезней растений.

Род Монилиния (Monilinia)

Грибы этого рода образуют склероции в плодах разных растений из семейств розоцветных и брусничных. В цикле развития у них всегда встречается конидиальное плодоношение типа *монилия* (Monilia). Многие грибы этого рода были впервые подробно изучены крупным русским микологом М. С. Ворониным.

Рассмотрим цикл развития гриба Monilinia urnula, паразитирующего на бруснике. Апотеции M. urnula развиваются из склероциев примерно в середине или во второй половине мая. Аскоспоры попадают на молодые побеги брусники и прорастают. Ростковые трубки проникают через клетки эпидермиса в стебли и листья растения, вызывая характерное заболевание. Стебель пораженного молодого побега становится на определенном протяжении вялым, сморщивается и засыхает (при этом стебель вначале желтеет, затем буреет и наконец почти чернеет), в большинстве случаев он изгибается. Листья на пораженном участке стебля также буреют, чернеют и засыхают, но чаще всего засыхает и чернеет только нижняя поверхность пластинки листа, а верхняя остается свежей, зеленой.

Гифы гриба распространяются по стеблю межклеточно, вначале в камбиальном слое, затем в древесине и даже в сердцевине. В коре их в это время еще нет, хотя кора по большей части уже отмирает и окрашивается в бурый цвет. Гриб выделяет вещества, убивающие клетки стебля брусники, и питается уже мертвыми частями пораженного стебля, являясь, таким образом, типичным некротрофом.

После того как в пораженной части стебля все слои коры убиты, начинается бурное и пышное дальнейшее развитие гриба. Теперь появляются в очень большом количестве гифы, которые распространяются между клетками внутренней паренхимы коры и растут в сторону ее наружной части. Чем больше гифы приближаются к наружной мелкоклеточной зоне коры, тем толще они становятся. Достигнув этой зоны, они распространяются в ней как в радиальном, так и в вертикальном направлении, между отмершими клетками коры и эпидермиса, а также между эпидермисом и кутикулой. В гифах образуется много перегородок, и клетки приобретают более или менее округлую или эллипсоидальную форму. Таким образом, в наружной зоне коры образуется бесцветная псевдопаренхиматическая грибная строма. Она развивается чаще всего на одной стороне стебля, что и вызывает коленообразный изгиб пораженного побега.

Из стромы вырастают гифы, которые разрывают кутикулу. Выходящие из стромы гифы всегда снабжены расположенными на одинаковых расстояниях перетяжками, которые придают им характерную четковидную форму. Вначале эти гифы не имеют ни одной перегородки. Вскоре наступает момент, когда дальнейший верхушечный рост гиф прекращается и они распадаются на отдельные клетки. Каждая клетка теперь становится конидией.

Масса конидий появляется на стебле или на нижней поверхности листьев в виде довольно плотного снежно-белого или слегка желтоватого налета. Теперь пораженные, покрытые конидиями стебли издают сильный, очень приятный, миндальный запах. Этот запах привлекает пчел и мух, которые посещают больное растение и переносят конидии на рыльца расцветающих к этому времени цветков здоровых растений.

Попадая на рыльце, конидии тотчас же прорастают в них в виде длинных ростковых трубочек, которые по каналу пестика проникают

в гнезда молодой завязи брусники, постепенно заполняющиеся гифами гриба. В этот период развития гриба зараженные ягоды не отличаются от здоровых. Но в дальнейшем гифы гриба проникают в стенки плода и начинается образование склероциев полого шаровидного типа. Затем, примерно в то же время, когда здоровые ягоды начинают краснеть, пораженные приобретают грязную желтовато-бурую окраску, затем темнеющую и становящуюся каштаново-бурой.

Одновременно тонкая кожица ягоды сохнет, сморщивается и плотно прижимается к склероцию. Очертания четырех дугообразных ребер склероциев очень отчетливо выступают через кожицу, и каждая ягода, содержащая склероции, становится сплющенной и ребристой.

Ягоды со склероциями очень легко отделяются от плодоножек и перезимовывают на мху, среди лесного опада. Весной, когда снег тает, в склероциях, еще под снежным покровом при сравнительно низкой температуре, образуются зачатки плодовых тел. Апотеции вырастают по одному из каждого склероция и созревают в конце апреля или начале мая.

Monilinia ledi образует склероции в плодах багульника. Этот гриб примечателен тем, что у него встречается резко выраженная разнохозяйность. Конидиальную стадию его нельзя найти на багульнике, так как она встречается на молодых побегах голубики. Такая смена питающих растений, обычная для ржавчинных грибов, в других группах грибов встречается очень редко, и M. ledi — интересный пример этого феномена.

Monilinia fructigena является наиболее известным и важным в хозяйственном отношении видом этого рода. Этот возбудитель черной гнили яблок и других семечковых плодовых культур встречается практически в каждом фруктовом саду. Пораженные грибом яблоки буреют и покрываются желтоватыми подушечками конидиеносцев (табл. 21). Первичное заражение происходит посредством конидий, через рыльце, но конидии с больных яблок заражают все новые и новые плоды. В пораженных плодах развиваются полые шаровидные склероции, в результате чего яблоки чернеют.

В отличие от других грибов рода Monilinia у M. fructigena сумчатая стадия (апотеции) развивается исключительно редко. Чаще всего перезимовывающие склероции прорастают весной снова в виде конидий. Так, у M. fructigena и возбудителя гнили косточковых пород M. cinerea наблюдается сильное уменьшение значения сумчатой стадии в цикле развития. Известны лишь немногие случаи, когда при очень благоприятных условиях отмечено развитие апотециев M. fructigena.

Род Склеротиния (Sclerotinia)

Виды этого рода растут преимущественно на представителях семейства осоковых. Весной, во время цветения, аскоспоры, переносимые ветром, попадают на рыльце и прорастают там. Зараженные соцветия погибают и буреют после проникновения гриба в отдельные цветки. Зараженные стебли никогда не плодоносят. Гифы гриба растут медленно вниз по стеблю и под его эпидермисом образуют спермации. Они прорываются через эпидермис и появляются на стебле в виде изумрудных или коричневатых слизистых капель. Дождь, роса и насекомые распространяют спермации по умирающему стеблю вниз, где начинают развиваться склероции. Спермации участвуют в процессе оплодотворения в качестве мужских половых клеток, но точный механизм оплодотворения пока не изучен. Конидиальное спороношение у видов рода Sclerotinia отсутствует и склероции развиваются в стеблях растений-хозяев. Сначала они напоминают кусочки ваты, но постепенно твердеют, у них дифференцируются черная кора и розоватая мякоть, позднее становящаяся белой. Поздно осенью, когда склероции созревают, они выступают из разложившихся стеблей. У некоторых грибов они выпадают в воду или на моховой покров вокруг растений-хозяев. У других они остаются внутри стеблей, и выступает только частично их поверхность. Гриб каждого вида имеет склероции более или менее характерной формы, которая при этом очень во многом зависит от условий развития гриба в стеблях. Склероции перезимовывают среди растительных остатков, и следующей весной из них вырастают апотеции.

Многие виды рода склеротиния строго специализированы к определенным питающим растениям, в частности те виды, грибы которых развиваются на растениях семейства осоковых. Но есть в роде склеротиния вид с очень широким физиологическим спектром, поражающий широкий круг питающих растений из разных семейств. Это — S. sclerotiorum.

S. sclerotiorum хорошо известен как возбудитель белой гнили различных сельскохозяйственных культур. Он встречается на корнях свеклы, цикория, моркови, петрушки, на стеблях подсолнечника, томата, фасоли, бобов, гороха, салата, льна и многих других, на плодах огурцов и кабачков, томатов, гороха, фасоли, бобов, на соцветиях сложноцветных (в частности, подсолнечника), на клубнях картофеля, на кочанах капусты (при хранении) и т. д.

Развитие гриба сопровождается характерными внешними признаками. Поверхность растения покрывается относительно плотным, вой-

лочным, чисто-белым воздушным мицелием гриба, на котором через несколько дней начинают образовываться склероции в виде более плотных и вначале также чисто-белых мицельных скоплений 3—5 *мм* в диаметре. Зачатки склероциев постепенно сереют, а впоследствии чернеют. В процессе созревания они выделяют много воды в виде бесцветных капелек, которыми склероции как бы усыпаны при развитии во влажной атмосфере. Склероции образуются обычно в больших количествах, группами или рассеянно. Тем временем пораженная ткань растения размягчается и разрушается. Склероции бывают обычно шаровидные или продолговатые, от 0,5 до 4 *см* в диаметре, но иногда значительно крупнее, имеют форму полостей в тех частях растений, где развивались. Так, в корзинках подсолнечника образуются склероции, заполняющие всю корзинку и имеющие сетчатый вид. Конидиальное спороношение у S. sclerotiorum, как и у других видов рода склеротиния, отсутствует.

Этот гриб встречается довольно часто не только в природе, но и в овощных хранилищах, где является опасным возбудителем гнили. Гниль распространяется в хранилищах очень быстро, переходя с одного корня на окружающие.

Апотеции развиваются из склероциев по одному (в природных условиях в конце мая — начале июня).

Род Цибория (Ciboria)

Виды этого рода — паразиты цветков и плодов различных растений. Они отличаются от видов рода монилиния отсутствием конидиальной стадии и строением склероциев. Склероции представителей рода цибория мумиевидные. При поверхностном осмотре они очень сходны с непораженными прошлогодними сережками или плодами питающего растения, но в действительности сережка или плод мумифицированы гифами гриба и превращены в склероции, точно имитирующие внешнюю форму пораженного органа питающего растения. Склероции цибориевых грибов можно отличить от непораженных прошлогодних сережек или плодов только по тому, что из них весной вырастают апотеции, или же при микроскопическом исследовании.

Апотеции грибов Ciboria довольно часто встречаются ранней весной. Цибория — один из самых ранних весенних грибов. На сережках ивы можно найти C. caucus, на сережках ольхи и осины — C. amentacea, на плодах березы — C. betulae. Время плодоношения всех их совпадает со временем цветения питающего их растения.

Такие виды, как C. caucus и C. amentacea, обитают только в мужских сережках питающих растений. Ко времени распускания сережек апотеции грибов уже вполне развиты и выбрасывают зрелые аскоспоры. Им, как и многим другим представителям склеротиниевых грибов, характерна способность расти и развиваться при низкой температуре. Попавшие на тычинки аскоспоры сразу прорастают, и ростовые трубки проникают в тычинки. Мицелий гриба очень быстро захватывает всю сережку. Зараженные сережки быстро вянут, а затем мумифицируются гифами гриба. Склероции состоят из тесно сплетенных гиф, среди которых можно найти остатки клеток питающего растения. Опавшие на землю склероции перезимовывают, на них развиваются спермидии и аскогонии и после оплодотворения вырастают апотеции.

СЕМЕЙСТВО ГИАЛОСЦИФОВЫЕ (HYALOSCYPHACEAE)

К семейству гиалосцифовых относятся те гелоциевые грибы, плодовые тела которых покрыты волосками. Их изящные бокальчики и чашечки встречаются очень часто на отмерших стеблях растений, на опавших листьях, на гниющей древесине. С помощью лупы и микроскопа можно увидеть богатство форм гиалосцифовых грибов. Одни из них покрыты редкими прямыми, другие — густыми извилистыми волосками — белыми, ярко-желтыми, бурыми, фиолетовыми, красными. На их верхушках можно увидеть разнообразные скопления кристаллов.

Волоски, которые покрывают снаружи апотеции, — характерный признак всего семейства, но различия в форме, цвете и строении волосков служат основой систематики этого семейства. При этом волоски служат не просто покрывалом для апотециев, а играют важную функциональную роль в жизни гриба. У многих видов волоски толстостенные и с толстыми перегородками, а в клетках волосков всегда содержится живая цитоплазма и живые ядра. Волоски действуют как секреторные органы и выделяют в виде оксалата кальция или различных смолистых веществ остатки обмена веществ гриба. Так, различия в строении и инкрустации волосков у гиалосцифовых грибов являются не произвольным систематическим признаком, а указывают на важные различия в физиологии отдельных видов.

Подавляющее большинство гиалосцифовых грибов являются сапротрофами. Паразитизм среди них — явление исключительное, но эти исключения имеют определенное значение в хозяйственном отношении.

Конидиальное спороношение в цикле развития гиалосцифовых грибов не обнаружено. У многих видов известны спермидии и спермации, половой процесс происходит у них по общей схеме.

Сезонному развитию гиалосцифовых грибов характерно появление плодовых тел в первой половине вегетационного периода. У отдельных грибов (например, Belonidium leucophaeum и B. mollissimum) плодовые тела появляются на отмерших стеблях зонтичных уже весной, в начале мая, еще до развития густого травяного покрова. При сухой погоде они остаются незащищенными от солнечных лучей и высыхают. Но все-таки они остаются жизнеспособными и при возобновлении достаточно благоприятных влажных условий вновь оживают и продолжают расти. Оптимум развития плодовых тел наступает после того, как травянистый покров станет достаточно густым, чтобы защищать почву от солнечных лучей и интенсивного испарения воды. Тогда прошлогодние стебли густо покрываются апотециями *дазисцифуса* (Dasyscyphus), *белонидиума* (Belonidium) и *трихопецицеллы* (Trichopezizella). В конце лета и осенью сильно прогнившие стебли пустеют от апотециев, и в это время года наступает сезон плодоношения тех гиалосцифовых грибов, которые обитают на древесине. В сентябре и октябре на коре осины можно обнаружить коричневые чашечки Belonidium corticale, а на сухих обнаженных стволах и ветках лиственных пород — красные апотеции Perrotia flammea.

Род Дазисцифус (Dasyscyphus)

Род дазисцифус — самый обширный в этом семействе, виды которого распространены как в умеренной зоне, так и в тропиках.

Апотеции дазисцифуса имеют хорошо развитую ножку и покрыты шероховатыми волосками. Они обитают на самых различных субстратах: древесине, опавших листьях и хвое, на стеблях двудольных травянистых растений, злаков, осок. Все виды являются сапротрофами. Самый обычный представитель этого рода — D. bicolor — растет на гниющих стеблях малины. В июне и июле прошлогодние отмершие стебли малины густо покрыты его бокальчатыми снежно-белыми апотециями с ярко-оранжевым гимением. Почти всегда рядом с ними растет и другой вид этого рода — D. clandestinus. У него апотеции коричневые и снаружи покрыты как бы серым налетом. Такой вид придают апотециям накопления кристаллов оксалата кальция на верхушках волосков. Так, гиалосцифовые грибы (как и другие гелоциевые грибы) на определенных субстратах образуют сообщества из нескольких видов.

Род Лахнеллула (Lachnellula)

В этом роде около 20 видов. Эти грибы произрастают на хвойных деревьях. Все они имеют весьма одинаковый облик: апотеции средней величины (1—3 *мм* в диаметре) с ярко-оранжевым гимением, снаружи снежно-белые. Лишь четыре вида имеют коричневую наружную сторону и покрыты коричневыми же волосками. Некоторые виды этого рода паразитируют на живых стволах и ветках хвойных деревьев и вызывают их заболевания.

Наиболее известный и важный среди паразитных видов рода лахнеллулы — гриб Lachnellula willkommii, вызывающий рак ствола лиственницы. Он поражает чаще всего молодые лиственницы (в возрасте 10—25 лет). Распространяется гриб исключительно аскоспорами, которые, попадая на маленькие раны (вследствие мороза, с помощью насекомых и т. п.), прорастают и заражают живые ткани дерева. В результате жизнедеятельности гриба погибает камбий, за чем следует развитие рака на стволе. На краях ракового образования появляются апотеции гриба. Их оранжевый гимений вполне открыт лишь во влажную погоду. В сухую погоду края апотеция загибаются и апотеций как будто закрывается.

Таким образом обеспечивается выбрасывание спор при наиболее оптимальных для прорастания условиях погоды. Это явление связано с высокой гигроскопичностью апотециев и свойственно всем гиалосцифовым грибам, а также многим другим представителям порядка гелоциевых.

При сильном заражении дерева не только появляется рак на стволе, но и засыхают ветви в результате того, что гриб убивает камбий.

L. willkommii широко распространен по всей Европе и причиняет много вреда в северных районах, где патогенное действие гриба комбинируется с повреждениями от мороза, и эти два фактора усиливают друг друга.

На сосне рак вызывает гриб L. pini, имеющий коричневые апотеции с оранжевым гимением. В отличие от L. willkommii этот вид не так широко распространен. Он встречается отдельными очагами в Северной Европе, Карелии, на юге Средней Сибири и на Дальнем Востоке.

Из сапрофитных видов рода *лахнеллула* (Lachnellula) очень часто встречается гриб L. suecica, который можно обнаружить на сухих веточках всех хвойных пород. Он растет и на юге, и на самом далеком севере: его можно найти даже на сухих веточках одиноких лиственниц в лесотундре. Очень типичен и L. calyciformis, который поселяется на коре сваленных стволов пихты.

Род Белонидиум (Belonidium)

Представители этого рода отличаются сидячими, нередко ярко окрашенными апотециями.

В отличие от представителей предыдущих родов белонидиум имеет волоски с гладкими стенками. Встречаются они обильно на гниющих стеблях травянистых растений. Уже рано весной появляются обросший ярко-желтыми волосками Belonidium leucophureum и снежно-белый B. mollissimum. Они обильны еще в первой половине лета, но затем заменяются видами B. sulphureum и B. adenostylidis, которые по внешнему облику вполне напоминают свои виды-двойники, но отличаются от них микроскопическим строением. Некоторые виды рода имеют характерно альпийское или аркто-альпийское распространение: они встречаются только в высокогорьях или же в высокогорьях и Арктике. Такие виды имеют более интенсивную пигментацию, что защищает их от интенсивного солнечного излучения высокогорья и в условиях длинного полярного дня. На северной границе леса и в высокогорье Тянь-Шаня нередко встречается B. elegantulum, который имеет апотеции с тускло-красным гимением и темно-лилово-бурой наружной стороной.

СЕМЕЙСТВО ГЕЛОЦИЕВЫЕ (HELOTIACEAE)

Это самое обширное и разнообразное семейство порядка. Его представители принадлежат к различным жизненным формам. Здесь можно найти грибы с нежными гигроскопическими апотециями, и с плодовыми телами типа шляпочных грибов, и крупные студенистые апотеции, которые представляют резервуары воды.

Общая черта всего семейства — анатомическое строение апотециев: между субгимением и внешней корой имеется хорошо развитый слой мякоти из рыхло переплетенных гиф, а внешняя кора состоит из более или менее призматических клеток. Конидиальная стадия известна у немногих видов. У некоторых видов конидиальное спороношение непосредственно предшествует развитию апотециев или же конидиальные стромы встречаются рядом с апотециями. Большинство видов — сапротрофы на отмерших частях растений, но встречаются и паразиты.

Роды семейства гелоциевых

Наиболее типичными представителями семейства гелоциевых можно считать обширные роды *гименосцифус* (Hymenoscyphus) и *фиалея* (Phialea). Грибы обоих родов имеют светлоокрашенные апотеции на длинных ножках, некоторые из них встречаются в массовом количестве.

Среди этих грибов упомянутый выше Hymenoscyphys caudatus разлагает опавшие листья. Также обильно встречается на отмерших стеблях очень многих травянистых растений Phialea cyathoidea. Его бокальчатые апотеции на длинных тонких ножках густо покрывают прошлогодние стебли зонтичных, крапивы, таволги с весны до конца лета. Время плодоношения P. cyathoidea совпадает со временем плодоношения травообитающих гиалосцифовых грибов. Они вместе характеризуют весенне-летний аспект обитающих на травах грибов. Их плодоношение приходит к концу во второй половине лета, и их место занимает осенний аспект, который характеризуется массовым развитием гименосцифусов — Hymenoscyphus scutula, H. herbarum и других видов этого рода.

Поселяющиеся на деревьях гименосцифусы, например H. salicellum, H. calyculus, принадлежат даже к позднеосеннему аспекту. Их апотеции растут на опавших ветках различных лиственных пород от сентября до ноября, практически до выпадения снега. Температура до —10° С не повреждает их плодовых тел. Часто бросаются в глаза маленькие ярко-желтые чашечки, которые тесными группами растут на сваленных стволах. Это *калицелла* (Calycella citrina, табл. 21) — один из самых обыкновенных представителей семейства в смешанных лесах средней полосы СССР.

В этом же семействе встречается целая группа представителей со студенистыми плодовыми телами. Самый характерный среди них гриб — *булгария* (Bulgaria inquinans). Он имеет сравнительно крупные, диаметром *до* 3 *см*, черные апотеции, которые группами вырастают из-под коры опавших стволов дуба или (реже) других лиственных пород. Снаружи они покрыты складчатой кожистой корой, под которой скрывается студенистая, очень богатая водой мякоть. Апотеций B. inquinans представляет таким образом как бы резервуар воды, который необходим для его жизнедеятельности и споруляции. И действительно, оторванные от субстрата апотеции продолжают еще сравнительно долго выбрасывать черные аскоспоры, которые покрывают все вокруг гриба, как налетом сажи.

Нередко встречается на гниющих пнях и другой гриб со студенистыми апотециями *корине саркоидная* (Coryne sarcoides, табл. 21). Его апотеции мясисто-красные или фиолетовые. Перед их развитием на том же месте растет конидиальное плодоношение этого гриба. Конидиальные стромы лопатчатые, студенистые, такой же окраски, как и апотеции. Конидии развиваются на коротких бесцветных конидиеносцах, которые покрывают верхнюю часть стромы слизи-

Рис. 114. Энцелия фасцикулярис (Encoelia fascicularis).

стой оболочкой. Переносятся они водой (дождем и росой).

Немногие представители этого семейства принадлежат к шляпочным грибам. Их апотеции имеют хорошо развитую ножку и булавовидную шляпку, приросшую нижним краем к ножке. Самый крупный среди таких шляпочных гелоциевых грибов — *митруля палюдоза* (Mitrula paludosa). Плодовые тела этого гриба бывают высотой до 3 *см*, имеют снежно-белую ножку и ярко-оранжевую шляпку. M. paludosa отличается ярко выраженной гидрофильностью и растет на опавших в воду гниющих листьях. В средней полосе СССР он относится к весенним грибам, так как оптимум развития его плодовых тел находится при невысокой температуре. В южных районах страны его можно найти в высокогорьях в течение всего лета. Там M. paludosa растет в узких тенистых каньонах маленьких высокогорных ручейков прямо в воде или там, где почва регулярно опрыскивается водой с температурой 8—12°С (рис. 112).

Сравнительно обособленную позицию в семействе занимают представители подсемейства *энцелиоидовых* (Encoelioidea). Их плодовые тела растут тесными группами и прорываются пучками через кору субстрата. Отдельные апотеции сравнительно крупные, в среднем около 1 *см* в диаметре. Снаружи они покрыты характерным мучнистым налетом. Сюда относят один из самых ранних грибов — *энцелию фасцикулярис* (Encoelia fascicularis), апотеции которого прорываются пучками через кору опавших стволов осины (рис. 114). Группы коричневых апотециев контрастно выступают на светло-серой коре осины. На ольхе растет близкий к предыдущему вид E. furfuracea. В странах Западной Европы, где климат более мягкий, оба вида относятся к зимним грибам: там сезон их плодоношения продолжается от декабря до мая, когда стоит благоприятная для этих грибов прохладная и влажная погода.

СЕМЕЙСТВО ДЕРМАТЕАЦЕВЫЕ (DERMATEACEAE)

К этому семейству принадлежат те гелоциевые грибы, в апотециях которых отсутствуют дифференцированные мякоть и кора. Их апотеции построены главным образом из мясистой ткани, которая состоит из округлых клеток с бурыми тонкими стенками, и, как правило, не имеют ножку. Многие представители имеют очень маленькие и незаметные апотеции. Несовершенная стадия встречается чаще, чем в других семействах гелоциевых грибов. Среди представителей дерматеацевых грибов встречаются сапротрофные и паразитические виды.

Типичным сапротрофным представителем этого семейства служит гриб из рода *моллизия* (Mollisia cinerea). Его апотеции сидячие, дисковидные, маленькие, до 3 *мм* в диаметре, но хорошо заметные, потому что растут скученно и их светло-серые диски отчетливо выступают на темной поверхности мертвой коры или древесины. M. cinerea появляется уже весной, и его можно найти до поздней осени. Очень похожи на грибы рода моллизия представители рода *тапезия* (Tapesia). Однако они отличаются тем, что их апотеции образуются на хорошо развитом субикулюме из темно-бурых или черных гиф.

Грибы родов *псевдопецица* (Pseudopeziza) и *лептотрохила* (Leptotrochila) ведут паразитический образ жизни. Они растут на живых листьях различных цветковых растений, вызывая пятнистость листьев. На листьях люцерны растет Leptotrochila medicaginis. Он вызывает коричневатые пятна на листьях люцерны. По краям пятна расположены группы конидиеносцев, на которых образуются булавовидные конидии. Маленькие (в среднем диаметром 0,5 *мм*) черные апотеции развиваются в центрах пятен. Оптимальная температура для роста этого гриба +20° С. Он обладает и некоторыми ксерофильными чертами: оптимальной влажностью воздуха для освобождения спор из сумок является 98%. Освобождение спор происходит так же, как и у других дискомицетов: они выбрасываются из сумок силой осмотического давления, что должно быть не меньше 5,7 *атм*. Такое давление дает спорам начальную скорость 32,4 *м* в 1 *сек* и выбрасывает их на расстояние до 40 *мм* от апотеция. Необхо-

димым условием для споруляции является максимальный тургор апотеция.

В отличие от многих других дискомицетов L. medicaginis спорулирует по очень строгому ритму. Освобождение спор происходит каждый день от 6 до 10 *ч*, причем в один день выбрасывается около 2000 спор. Половина из этой ежедневной нормы может выбрасываться всего за 10 *мин* Один апотеций продолжает спорулироваться 8—14 дней и может при этом продуцировать до 30 000 спор.

ПОРЯДОК ФАЦИДИЕВЫЕ (PHACIDIALES)

Этот порядок сумчатых грибов объединяет несколько сотен видов, большинство из которых развивается на растительном опаде, засохших ветвях и листьях древесных растений, кустарников и кустарничков, а также на травянистых и высших споровых растениях. Некоторые грибы поражают зеленые органы растений, а также луб коры и являются причиной их отмирания, что часто приводит к массовой гибели молодых растений в питомниках, культурах и в лесу.

Грибы этого порядка относятся к группе дискомицетов, но их плодовые тела — апотеции — сильно отличаются от типичных форм, имеющих дисковидную или блюдцевидную форму. Фацидиевые занимают как бы промежуточное положение между пиреномицетами и типичными дискомицетами.

Плодовые тела фацидиевых грибов долгое время имеют вид замкнутого вместилища, отличающегося от плодовых тел пиреномицетов (перитециев) тем, что гимений их состоит из палисаднорасположенных сумок и парафиз, отходящих от плоского основания плодового тела. Они округлые или линейные, при созревании раскрываются путем щелевидного или лопастеобразного разрыва верхней части оболочки.

Апотеции обычно погружены в субстрат и образуются у разных родов этих грибов различно: одиночно, скученно или в поверхностных частях склероциальной стромы и к моменту созревания всегда широко раскрыты.

Сумки, образующиеся в апотециях, цилиндрические или булавовидные. Они содержат бесцветные споры, одноклеточные или с поперечными перегородками.

В зависимости от взаимосвязи грибницы, образующей верхнюю часть оболочки апотеция, и расположенных над ним тканей растения (эпидерма, перидерма) порядок фацидиевых разделяют на два семейства. У представителей *собственно фацидиевых* (Euphacidiaceae) оболочка апотеция срастается с вышерасположенными тканями эпидермы или перидермы растения. Таковы грибы родов *ритисма* (Rhy-

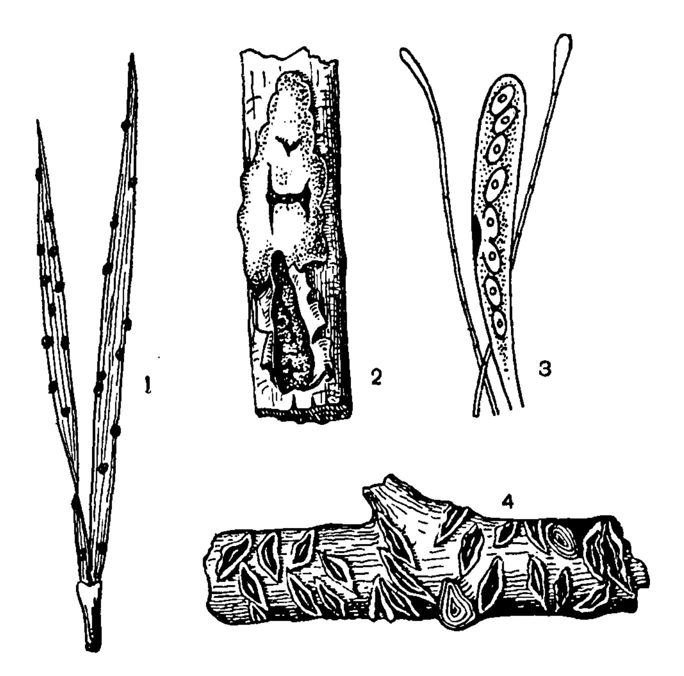


Рис. 115. Фацидиевые:

Фацидиум инфестанс (Phacidium infestans): *1* — пораженная хвоя с апотециями гриба. Криптомицес большой (Cryptomyces grandis): *2* — пораженный побег ивы с апотециями; *3* — сумка и парафизы. Клитрис дубовый (Clithris quercina): *4* — апотеции на ветке дуба.

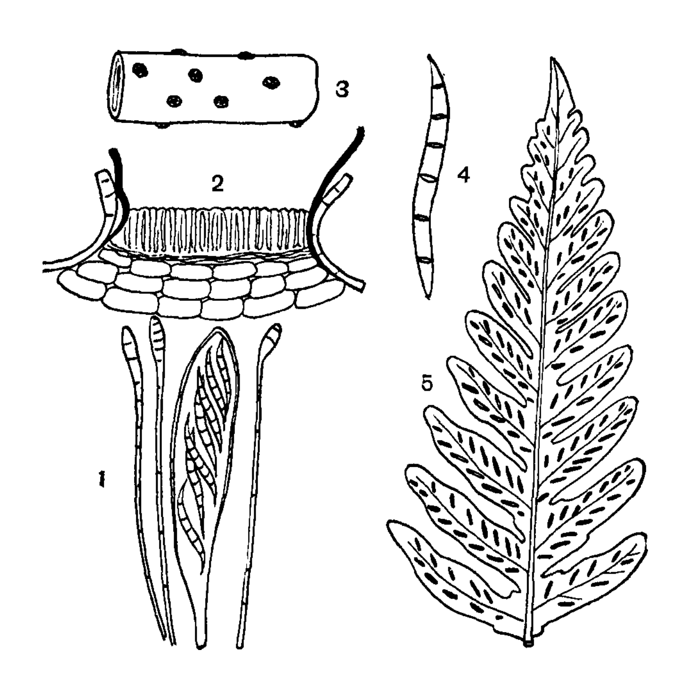


Рис. 116. Фацидиевые.

Коккофацидиум сосновый (Coccophacidium pini): *1* — сумка и парафизы; *2* — разрез апотеция; *3* — пораженная ветвь с апотециями; *4* — аскоспора; *5* — криптомицес папоротниковый (Cryptomyces pteridis).

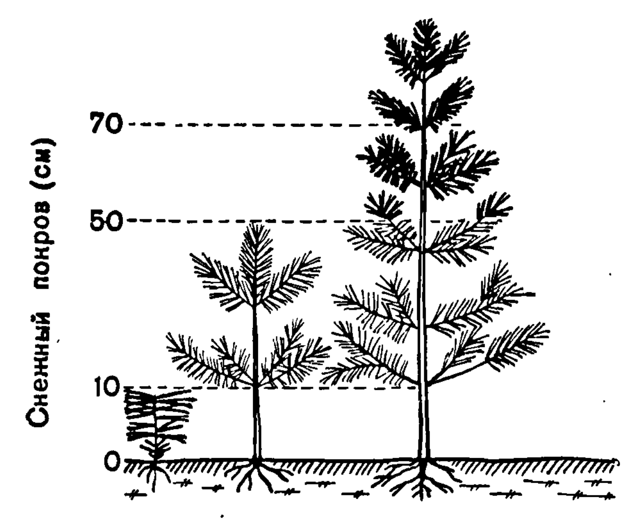


Рис. 117. Характер поражения сосенок болезнью снежное шютте в зависимости от нахождения в толще снежного покрова.

tisma), *фацидиум* (Phacidium), *сферопеция* (Sphaeropezia), *коккомицес* (Coccomyces), *криптомицес* (Cryptomyces). В семействе *псевдофацидиевых* (Pseudophacidiaceae) оболочка апотеция не срастается с вышерасположенными тканями субстрата. Таковы грибы родов *клитрис* (Clithris), *коккофацидиум* (Coccophacidium), *псевдографиум* (Pseudographium).

Большинство грибов первого семейства — паразиты или полупаразиты. Они служат возбудителями различных болезней растений. Представители второго семейства — преимущественно полусапрофиты.

Наиболее распространенными и важными с хозяйственной точки зрения являются следующие виды фацидиевых грибов.

Гриб Phacidium infestans вызывает широко распространенную болезнь сеянцев сосны в питомниках, культурах, создаваемых на лесных площадях, а также болезнь молодняков сосны, известную среди лесоводов под названием ф а ц и д и о з а или с н е ж н о г о ш ю т т е (рис. 117). Эта болезнь в сильной степени препятствует лесовозобновлению, особенно в сухих лишайниковых и вересковых борах. Кроме сосны, гриб изредка поражает также кедр и ель. Гибель от снежного шютте однолетних сеянцев сосны часто превышает 60%. Очень часто сосновые вырубки в лишайниковых борах не возобновляются и долгие годы не зарастают молодым лесом вследствие массового поражения болезнью всходов сосны в этих условиях. Пораженная грибом хвоя вначале имеет рыжеватый цвет, затем принимает пепельно-серую окраску. Весной, после таяния снега, на хвое можно заметить образующиеся плодовые тела гриба, вначале имеющие вид темных точек, равномерно распределенных по поверхности хвои. Апотеции при созревании имеют вид темных бугорков 1—2 *мм* в диаметре. Находящиеся в плодовых телах сумки со спорами открываются во влажную погоду, когда идет дождь или мокрый снег. Распространение спор, а следовательно, и заражение растения может происходить в разное время года при благоприятных метеорологических условиях.

Установлено, что гриб поражает живую хвою только в специфических условиях, когда она находится под снегом в той части снежного покрова, где температура выше —5° С. Поэтому при массовом распространении гриба гибнут все сосенки, находящиеся зимой полностью в толще снежного покрова, где температура выше —5° С. У деревьев, имеющих высоту, превышающую этот уровень снежного покрова, поражаются лишь ветви, находящиеся под снегом, верхняя часть кроны остается здоровой (см. рис. 117). В связи с этим болезнь чаще возникает в местностях, где за зиму накапливается мощный снеговой покров, высота которого превышает 50 *см*. Она широко распространена в Финляндии, Швеции, Норвегии, на севере и северо-западе европейской части СССР, в Сибири и в горных районах стран Западной Европы, Канаде и США, где зимой образуется мощный снеговой покров.

Другой распространенный и весьма своеобразный гриб из этого порядка — Rhytisma acerinum — возбудитель болезни листьев клена остролистного и некоторых других видов клена, известной под названием ч е р н о й п я т н и с т о с т и. Первые признаки болезни появляются обычно в июле—августе и состоят в том, что на листьях молодых кленков образуются бледно-желтые пятна с неясными очертаниями. Позднее на этих пятнах возникают склероциальные утолщенные стромы, которые имеют вид плотных пятен дегтярно-черного цвета, придающих пораженным растениям своеобразный декоративный вид (табл. 22). При значительном количестве пятен на листьях деревцев больные листья слабо ассимилируют, преждевременно засыхают и опадают. На пятнах опавших листьев к весне следующего года образуются апотеции гриба удлиненной или неправильной формы, щелевидно раскрывающиеся, с отворачивающимися краями. Сумки булавовидные с нитевидными спорами, несколько утолщенными на одном конце и заостренными на другом, прямые или слабоизогнутые. Распространение спор и заражение ими молодых кленков происходит в конце весны.

Гриб широко распространен в парках и широколиственных лесах, особенно часто встречается в насаждениях, где опавшие листья не убираются.

На ивовых плантациях (где разводят иву для получения гибких, эластичных прутьев, из которых изготовляют легкую и прочную плетеную мебель) большой ущерб приносит гриб Cryptomyces maximus, развивающийся в тканях побегов ивы. Там он образует многочисленные апотеции, выступающие плотным корковидным наплывом серовато-черного цвета через разрывы почерневшей перидермы коры. Корочки достигают значительных размеров—до 10 *см* длины и 1,5 *см* ширины (см. рис. 115). При созревании апотециев обнаруживаются участки гимениального слоя желтовато-бурого цвета. Сумки цилиндрически-булавовидные, очень длинные, содержащие по восемь крупных бесцветных спор овальной формы. Пораженные прутья ивы ломаются, часто засыхают и становятся непригодными для производства.

Из других фацидиевых грибов следует упомянуть об очень распространенных в наших лесах Clithris quercina и Coccophacidium pini. Гриб Clithris quercina приурочен к дубовым насаждениям, полезащитным полосам и посадкам дуба. Он поражает преимущественно концы ветвей и вершинки молодых дубков, вызывая их омертвение (н е к р о з). При этом кора пораженных ветвей и стволиков приобретает вначале красновато-бурую, затем (после их отмирания) белесую окраску, благодаря которой больные ветви резко выделяются на фоне зеленой кроны дерева и хорошо заметны даже издалека.

В древесине отмерших ветвей образуется белая периферическая гниль. На посветлевших, отмерших веточках летом образуются мелкие (до 0,5 *мм*) пикниды гриба, выделяющие цилиндрические или слабосогнутые конидии.

К осени на этих же местах можно наблюдать образование темных изогнутых линий, как бы просвечивающих сквозь кору. Затем кора в этих местах припухает, и на месте темных линий образуются струпьевидные пустулы, расположенные поперек ветви или под углом к ее оси. Это апотеции гриба. При созревании во влажную погоду они раскрываются широкой щелью и обнажают зеленовато-желтый гимениальный слой, состоящий из булавовидных сумок и парафиз — нитевидных бесцветных гиф между ними (см. рис. 115). Апотеции обычно образуются на второй год после заболевания ветвей; споры нитевидные, созревают они в первую половину лета, когда и происходит заражение веточек дуба. Гриб встречается повсеместно, где произрастает дуб, но наибольший ущерб он приносит в засушливых условиях, например в полезащитных полосах, разводимых в степях для защиты урожая колосовых культур.

Гриб Coccophacidium pini — обычный обитатель сосновых лесов, где он развивается вначале на ветвях растущих деревьев сосны, а затем на опавших ветвях. Этот гриб ведет полупаразитический образ жизни, способствуя засыханию толстых ветвей сосны. На пораженных ветвях летом образуются апотеции гриба, имеющие вид рассеянных по ветви бугорков, расположенных под перидермой и приподнимающих ее. При созревании апотециев перидерма разрывается лопастями и обнажается буроватый гимениальный слой апотеция, состоящий из булавовидных сумок с длинными ножками и булавовидно утолщенных буроватых парафиз с поперечными перегородками в верхней части. Споры извитые, расширяющиеся в верхней части, с многочисленными поперечными перегородками и обычно лежащие в сумке в виде плотного пучка, как бы перевитые друг с другом (см. рис. 116).

Кроме древесных растений, некоторые фацидиевые грибы развиваются на травянистых и высших споровых растениях, как, например, гриб Cryptomyces pteridis, поражающий живые ваи (листья) папоротника (Pteridium aquilinum), на нижней поверхности которых между жилками образуются черные матовые апотеции гриба линейной формы, часто сливающиеся под углом друг к другу. Гриб встречается на папоротнике повсеместно (рис. 116).

За последние годы большое практическое значение как возбудители болезней растений получили некоторые грибы рода *коккомицес* (Coccomyces). Большинство из них появляется на мертвом растительном субстрате — опавших листьях, ветвях и т. п. Таков, например, гриб Coccomyces coronatus, развивающийся на опавших прошлогодних листьях березы, осины, дуба, на которых он образует хорошо заметные черные блестящие апотеции диаметром 1—3 *мм*, раскрывающиеся лопастями посредством образования радиальных трещин.

Особенно большое значение как вредитель растений имеет гриб Coccomyces hiemalis. За сравнительно короткий период этот гриб получил широкое распространение в Северной Америке и Европе, а также в Восточной Австралии и Юго-Восточной Азии. Он поражает вишню, черешню и реже некоторые другие косточковые породы (абрикос, слива), вызывая болезнь коккомикоз, резко снижающий урожай плодов вишни и черешни и ухудшающий их качество.

Первые признаки болезни проявляются весной в виде розоватого налета на нижней поверхности молодых листьев. Это конидиальное спороношение гриба известно как несовершенный гриб Cylindrosporium hiemale. Вскоре на пораженных болезнью листьях образуются мелкие красновато-бурые округлые пятна, затем (в июле — августе) листья приобретают желтовато-оранжевый цвет и опадают. Оголенные ветви и побеги недостаточно одревесневают и часто подмерзают зимой. Кроме листьев,

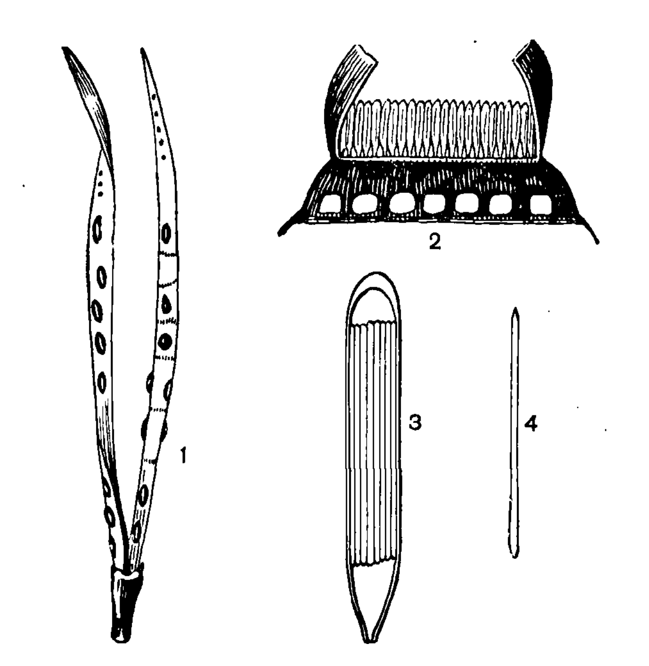


Рис. 118. Лофодермиум сосновый (Lophodermium pinastri):

1 — пораженная хвоя с апотециями; *2* — апотеций в разрезе; *3* — сумка, *4* — аскоспора.

болезнью поражаются верхушечные молодые побеги и зеленые плоды.

На пораженных листьях образуются апотеции гриба — возбудителя болезни, глубоко погруженные в ткань листа. Они очень мелкие, диаметром 0,25 *мм*, яйцевидной или шарообразной формы, черного или темно-бурого цвета и содержат длинные булавовидные сумки с тонкими бесцветными продолговатыми спорами, одноклеточными или с 1—3 перегородками. Кроме аскоспор, в апотециях образуются конидии. Они также нитевидные, с 1—2 поперечными перегородками.

Развитию болезни способствует сырая теплая погода, в связи с чем она имеет широкое распространение в зоне, ограниченной 30 и 60° северной широты.

В условиях СССР коккомикозом могут поражаться черешня и вишня, причем особенно сильно такие сорта черешни, как Русалка, Никитская ранняя, Романка, Одесская черная, Денисена желтая, а из вишни — Плодородная Мичурина, Английская ранняя, Тамбовчанка, Половка, Захаровская, Полжир.

Относительной устойчивостью к коккомикозу обладают сорта вишни: Анадольская, Испанка поздняя, Владимирская, Розовая, Ленинградская скороспелка — и сорта черешни: Багратион, Дрогана желтая, Золотая, Наполеон, Рекордная, Янтарная и некоторые другие.

Для предупреждения заражения вишни и черешни коккомикозом в садах рекомендуются следующие мероприятия: ранневесеннее опрыскивание 3%-ным раствором нитрофена крон деревьев черешни и вишни еще до цветения и опрыскивание 1%-ной бордоской жидкостью в период распускания листьев. Далее делать 2—3 повторных опрыскивания с промежутком в 3 недели между ними, с таким расчетом, чтобы последнее опрыскивание было выполнено за один месяц до сбора плодов. Для опрыскивания можно применять и другие фунгициды, например 0,5%-ную суспензию цинеба или 0,6%-ную суспензию фталана. Для уничтожения источников инфекции следует производить сбор и уничтожение опавших листьев.

Важное значение имеют виды грибов из рода *лофодермиум* (Lophodermium), прежде всего гриб Lophodermium pinastri, являющийся возбудителем широко распространенной в лесных питомниках болезни ш ю т т е (рис. 118). Основными симптомами ее являются побурение и опадение хвои у сосен в питомниках и в лесу. Болезнь особенно опасна для молодых сосенок до пятилетнего возраста, так как пораженные деревья очень часто погибают. Поражается и хвоя на нижних ветвях взрослых деревьев сосны, но это не оказывает ощутимого вредного влияния на деревья. Заражение хвои спорами гриба у сеянцев и саженцев в питомниках, а также у подроста в лесу происходит в течение всего вегетационного периода, однако массовое заражение наблюдается в конце лета или осенью, когда происходит созревание и выбрасывание большого количества спор.

На зараженной хвое вначале появляются отдельные коричневые пятнышки, окруженные желтой каймой, затем хвоя желтеет или принимает бурый цвет, что наблюдается чаще всего весной, когда молодые деревца выходят из-под снега (табл. 22). В течение лета на пожелтевшей хвое образуются апотеции гриба, имеющие вид черных блестящих подушечек длиной до 2 *мм* и шириной до 1 *мм*, раскрывающиеся при созревании широкой продольной щелью и отделенные друг от друга черточками (рис. 118). В зрелых апотециях образуется слой булавовидных сумок, разделенных нитевидными парафизами и содержащих длинные нитевидные споры.

Скорость и характер болезни различны. Они зависят от условий роста растений, местоположения питомника и других факторов среды. Например, сильные ветры способствуют заражению сосенок, так как вызывают у них понижение тургора тканей. Загущенные посевы и посадки, а также сильное развитие травянистого покрова вокруг деревьев, являющиеся причиной застоя воздуха, также благоприятны для развития гриба. Наконец, присутствие на территории питомника или культур отдельных сосен либо близость соснового леса тоже способ-

ствует заражению молодых сосенок, так как споры гриба и зараженные хвоинки могут переноситься ветром на расстояние до 250 *м*.

Учитывая особенности развития гриба, для защиты сосновых питомников и культур от вызываемой им болезни рекомендуются следующие мероприятия: не допускать произрастания вблизи питомника даже отдельных деревьев сосны; своевременно производить удаление сорных трав; удалять и сжигать пораженную болезнью хвою. Для предупреждения болезни здоровые сосенки опрыскивать фунгицидами.

Гриб Lophodermium pinastri вызывает пожелтение и засыхание хвои не только у обыкновенной сосны, но и у сибирской кедровой сосны. От болезни страдают также и другие хвойные породы. Однако у них она вызывается грибами других видов из рода Lophodermium: например, у можжевельника — грибом L. juniperinum, у ели — L. macrosporum, у пихты — L. nervisequium.

Но не только древесные породы поражают грибы этого рода. От них страдают и лесные кустарнички. Например, засыхание листьев клюквы вызывает гриб L. oxycocci, листьев брусники — гриб L. melaleucum, листьев голубики — L. maculare.

В сырые годы, когда летом часто льют дожди и воздух почти все время влажен, широкое распространение в молодых сосновых лесах получает гриб Hypodermella sulcigena. При этом он обычно поражает сосновые насаждения в возрасте 10—30 лет. Характер поражения хвои сосны весьма своеобразный: обычно желтеет верхняя половинка хвоинки или из двух хвоинок — одна, вследствие чего крона пораженных деревьев приобретает своеобразный пестрый вид, так как зеленые хвоинки в ней перемежаются с пожелтевшими (табл. 22). На пожелтевшей хвое в конце лета образуются апотеции гриба в виде нескольких удлиненных кожистых подушечек черного цвета, расположенных на нижней стороне хвои (рис. 119). Апотеции при созревании раскрываются продольной щелью, сквозь которую выступают цилиндрические сумки, содержащие крупные бесцветные споры булавовидной формы. Для предупреждения появления и широкого распространения болезни рекомендуется производить осветление сосновых молодняков с доведением их полноты до 0,7.

Довольно широкое распространение в природе имеют виды рода *гиподерма* (Hypoderma). Эти грибы развиваются на хвое, листьях и ветвях кустарниковых, древесных и травянистых растений. Они образуют на пораженных органах растений апотеции удлиненно-овальной формы длиной 1—4 *мм*, раскрывающиеся продольной щелью.

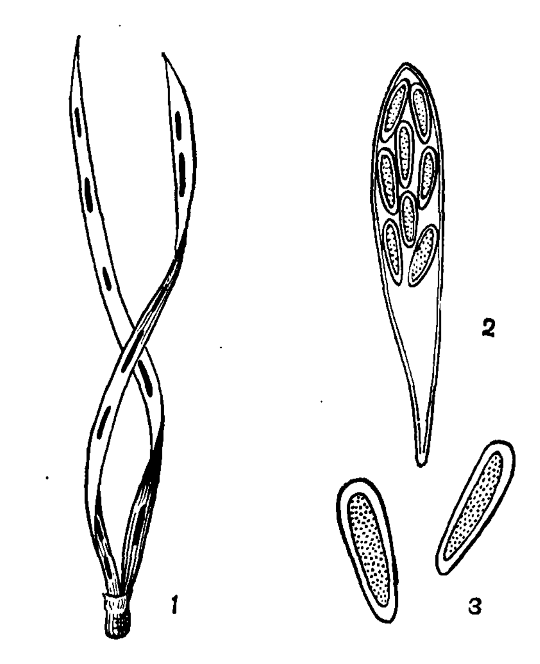


Рис. 119. Гиподермелла бороздчатая (Hypodermella sulcigena):
1 — хвоя сосен с апотециями гриба; 2 — сумка; 3 — аскоспоры.

Hypoderma rubi развивается на побегах малины, на которых он образует многочисленные апотеции в виде черных овальных подушечек, раскрывающихся продольной щелью. Внутри апотеция слой сумок эллипсоидальной формы, разделенных нитевидными парафизами. Споры удлиненно-овальные с одной поперечной перегородкой.

Гриб Hypoderma brachysporum поражает хвою веймутовой сосны, которая приобретает бурый цвет и осыпается. В отличие от Lophodermium pinastri, от гриба H. brachysporum часто страдают деревья 40—50-летнего возраста. На пораженной побуревшей хвое гриб образует мелкие (до 1 *мм*) эллипсоидальные апотеции, раскрывающиеся широкой целью и содержащие цилиндрические сумки с тонкими продолговатыми спорами, покрытыми студенистой оболочкой: они одноклеточные или с одной поперечной перегородкой.

При обнаружении вызываемой грибом болезни в садах и парках следует производить сбор и сжигание пораженной хвои веймутовой сосны.

От описанных грибов весьма сильно отличаются своими плодовыми телами и строением спор грибы рода *гистерографиум* (Hysterographium). Из них весьма распространены и способны вызвать усыхание поросли некоторых древесных пород грибы Hysterographium fraxini и H. elongatum.

Первый из них часто поражает пневую поросль ясеня обыкновенного, которая при этом

усыхает. Этим гриб причиняет известный вред степным полезащитным посадкам. На засохших растениях образуются апотеции, выступающие из прорванной перидермы. Они имеют эллипсоидальную форму с гладкой черной поверхностью и глубокой продольной щелью, расположенной вдоль плодового тела. Внешне апотеции несколько напоминают мелкие кофейные зерна. Летом в апотециях образуются крупные булавовидные сумки, прикрытые сверху бурой грибницей и содержащие споры медово-бурого цвета с несколькими поперечными и продольными перегородками. Этот гриб встречается на ясене и прутьях ивы.

На последней древесной породе распространен гриб H. elongatum. Он отличается от первого более крупными апотециями, достигающими до 4 *мм* длины, и спорами, имеющими лишь одну продольную перегородку и перетяжку посередине.

ПОРЯДОК ЦИТТАРИЕВЫЕ (CYTTARIALES)

Маленький порядок циттариевых объединяет дискомицеты, апотеции которых погружены в студенистые или мясистые стромы. Обычно считают, что сумки у представителей этой группы иноперкулятные, как у фацидиевых и гелоциевых (стр. 185 и рис. 121), но у одного из них на сумках обнаружена крышечка, как у саркосцифовых грибов (семейство Sarcoscyphaceae) из порядка пецицевых (стр. 191).

Рис. 120. Циттария Дарвина (Cyttaria darwinii). Стромы с апотециями.

К этому порядку относится род *циттария* (Cyttaria) с семью видами, встречающимися на деревьях из рода *нотофагус* (Nothofagus) в южном полушарии. В северном полушарии виды этого рода отсутствуют.

Род циттария был описан М. Беркли по экземплярам, собранным Ч. Дарвином во время экспедиции на корабле «Бигль» в 1835 г. на Огненной Земле и в Чили. Ч. Дарвин первый обратил внимание на эти интересные грибы, в массе встречающиеся в лесах Южной Америки, и описал их в своем «Путешествии натуралиста вокруг света». Он отмечал, что зрелые стромы гриба, во множестве растущие на деревьях на Огненной Земле, местные жители собирают и едят сырыми. Эти стромы имеют сладковатый вкус, а по запаху напоминают шампиньоны.

Мицелий циттарий, развиваясь в тканях ветвей или стволов, вызывает их разрастание и образование одревесневших опухолей размером от нескольких миллиметров до 30 *см*, в зависимости от их возраста и размеров пораженных ветвей. Мицелий гриба многолетний и зимует в тканях опухолей.

В течение лета (с конца ноября до февраля) на опухолях развиваются многочисленные стромы гриба, образующие плотные группы (рис. 120). Процесс его плодоношения совпадает с периодом активного роста хозяина. Исключение составляет только обитающая на Тихоокеанском побережье Южной Америки от Чили до Огненной Земли *циттария Дарвина* (C. darwinii), стромы которой образуются почти весь год. Количество стром на одной опухоли зависит от размера последней. Так, на опухолях размером около 1 *см* образуется до 15 стром, а на более крупных — 25 стром и больше. Молодые стромы гриба имеют мягкую и упругую консистенцию, гладкие, желтоватые или бледно-оранжевые, а иногда коричневато-желтые. У некоторых видов циттарий на них образуются маленькие черные пикниды, расположенные в массе у основания стромы (C. darwinii) или разбросанные по ее поверхности (C. hariotti). Функции мелких спор, образующихся в этих пикнидах, пока не установлены. Возможно, они представляют спермации и участвуют в половом процессе.

В зрелости стромы циттарий становятся более жесткими и после раскрывания апотециев приобретают ярко-оранжевую окраску. Она обусловлена присутствием в гифах субгимения пигмента из группы каротиноидов. Апотеции

грибов из этого рода развиваются в ткани стромы и представляют сначала шаровидные полости в ней, в зрелости они более или менее широко раскрываются (рис. 120). У большинства циттарий в строме образуется много апотециев, лишь у одного из южноамериканских видов — *циттария Гукера* (C. hookeri) — их число в строме не превышает 4—6.

Циттарии распространены во всем ареале рода нотофагус, охватывающем Южную Америку от районов Чили под 33° южной широты до мыса Горн, Новую Зеландию, Тасманию и некоторые районы Австралии. Более многочисленны и широко распространены виды этого рода в Южной Америке. Они встречаются здесь как на листопадных, так и вечнозеленых представителях рода, однако особенно обильны в зоне листопадных лесов. Наиболее распространенные виды — циттария Дарвина и циттария Гукера — можно встретить в лесах от морского побережья до верхней границы лесов в горах. В восточном полушарии распространен преимущественно один вид этого рода — *циттария Ганна* (C. gunnii). В некоторых районах ареала он развивается очень обильно. Так, в старых лесах Тасмании и Новой Зеландии он встречается в таких количествах, что опавшие на почву после выбрасывания аскоспор стромы этого гриба иногда образуют на ней слой толщиной до 10 *см* (Н. Уайт).

Распространение циттарий на нотофагусах в Южной Америке и Австралии, Тасмании и Новой Зеландии — один из многочисленных примеров близкой биологической связи этих районов земного шара, обусловленной, вероятно, прямым контактом континентов в далеком прошлом. Циттариевые, по-видимому, представляют остатки древней группы дискомицетов, сохранившиеся в ареале одного из ее многочисленных хозяев.

ПОРЯДОК ПЕЦИЦЕВЫЕ (PEZIZALES)

Для пецицовых характерны оперкулятные сумки, открывающиеся на вершине крышечкой (рис. 121). Плодовые тела пецицевых — апотеции типичного строения, от очень мелких, не превышающих в диаметре 1 *мм*, до крупных, размером около 10 *см*. Исключение составляет самый крупный из известных аскомицетов — южноамериканский *геопиксис какабус* (Geopyxis cacabus), имеющий огромные апотеции на ножке, высотой до 1 *м* и диаметром 50 *см*. Реже образуются гельвеллоидные и морщеллоидные апотеции, несущие гимений на лопастной или складчатой шляпке, расположенной на стерильной ножке. Такие апотеции достигают в высоту 10—12 *см*, а иногда и более. Апотеции имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна, от яркой оранжевой или красной у одних представителей порядка до коричневой или черной у других. У некоторых грибов из этого порядка яркая окраска обусловлена присутствием каротиноидных пигментов, у других они отсутствуют.

В гимении пецицевых всегда присутствуют парафизы. Обычно они равны по длине сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафиз часто расширены и окрашены, а иногда ветвятся. Сумки некоторых пецицевых при созревании удлиняются и выступают над гимением (семейство Ascobolaceae).

1 2

Рис. 121. Вскрывание сумок у дискомицетов:

1—крышечкой (оперкулятные) — пецицевые; *2* — щелью (иноперкулятные) — гелоциевые.

Аскоспоры одноклеточные, обычно шаровидные или эллипсоидальные, гладкие или скульптурированные. У представителей многих родов аскоспоры коричневые или пурпурные.

Большинство пецицевых известно только в сумчатой стадии, хотя у некоторых его представителей в цикле развития присутствуют конидиальные спороношения.

Пецицевые, как правило, сапрофиты, лишь немногие из них могут паразитировать на растениях. Среди представителей этого порядка есть гумусовые и подстилочные сапрофиты, лигнофилы. Широко представлены среди пецицевых также карбофилы и копрофилы. Для развития пецицевых обычно благоприятна повышенная влажность, поэтому многие из них развиваются весной, реже осенью.

СЕМЕЙСТВО САРКОСЦИФОВЫЕ (SARCOSCYPHACEAE)

Семейство саркосцифовых объединяет небольшую группу пецицевых с толстостенными субоперкулятными сумками. Такие сумки имеют утолщенное апикальное кольцо, которое прикрыто пробкой или подвижно закрепленной крышечкой. Его отверстие часто располагается косо. Апотеции саркосцифовых обычно крупные, ярко окрашенные вследствие присутствия в них каротиноидов (Sarcoscypha, Microstoma) или темные, содержащие меланинподобные пигменты (Sarcosoma, Pseudoplectania).

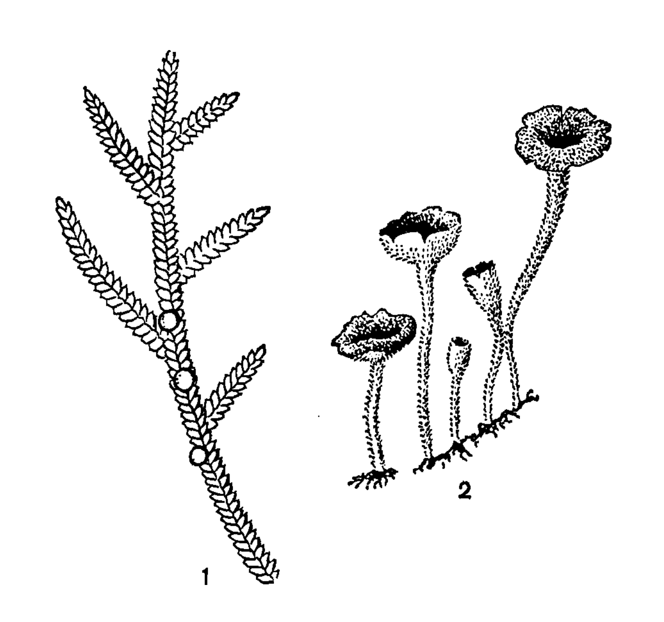


Рис. 122. Саркосцифовые:

1 — пития кипарисовая (Pithya cupressi); *2* — микростома вытянутая (Microstoma protracta).

Представители этого семейства преобладают в тропиках, но некоторые из них встречаются и в умеренной зоне. Саркосцифовые обитают обычно на древесине или лиственном и хвойном опаде на разных стадиях его разложения, реже как гумусные сапрофиты.

У грибов рода *саркосцифа* (Sarcoscypha) апотеции обычно довольно крупные, 1—3 *см* в диаметре, мясистые, чашевидные или бокаловидные. Их гимений ярко-красный, снаружи их окраска беловатая или розовая. Сумки в апотеции созревают в разное время. Виды этого рода распространены в тропиках, субтропиках и умеренной зоне. Это лигнофилы, часто развивающиеся на погруженной в почву древесине.

В широколиственных и смешанных лесах на лежащих на почве веточках лиственных деревьев встречается *саркосцифа ярко-красная* (Sarcoscypha coccinea). Ее развитие происходит обычно ранней весной, а в более южных районах — в декабре — феврале. Апотеции этого гриба диаметром до 3—5 *см* расположены одиночно или небольшими группами. Гимений ярко-красного цвета, а снаружи апотеции беловатые и шерстистые. Ножка апотеция достигает в длину 1—3 *см* и обычно погружена в почву (табл. 23). Этот вид широко распространен в обоих полушариях: он известен в Европе, Африке, некоторых районах Азии, в Австралии, а также в Северной и Центральной Америке. Он встречается преимущественно в более теплых районах, однако в европейской части СССР заходит на север до Ленинградской области.

Другой вид этого рода — *саркосцифа западная* (Sarcoscypha occidentalis) — встречается только в западном полушарии: на востоке и Среднем Западе США, в Центральной Америке и районе Карибского моря. Этот гриб отличается также сезонностью развития: его апотеции развиваются во второй половине лета, с июля по август.

Представители близкого к саркосцифе рода *пития* (Pithya) относятся к немногим пецицевым, способным паразитировать на ослабленных растениях. Одиночные или скученные апотеции грибов из этого рода развиваются на хвое и ветвях хвойных: так, *пития кипарисовая* (Pithya cupressi) — на листьях и ветвях кипариса и других растений семейства кипарисовых (рис. 122); *пития обыкновенная* (Pithya vulgaris) — на сосне и ели. Их размеры обычно невелики, диаметром около 0,5—0,7 *мм*, гимений апотециев желтый или оранжевый.

В лиственных и смешанных лесах на гниющей древесине в почве весной нередко появляются бокаловидные апотеции *микростомы вытянутой* (Microstoma protracta). Первоначально их диск полностью закрыт, при созревании края апотеция разворачиваются и открывают огненно-красный гимений (рис. 122). Зрелые апотеции этого гриба обычно разрываются на лопасти и выглядят как яркие огненные цветы. Апотеции развиваются по одному или нескольку из черных склероциев. Вид встречается как в европейской части СССР, так и на Урале и в Сибири.

Апотеции микростомы вытянутой имеют форму узких глубоких бокальчиков. Эффективное выбрасывание аскоспор из них осуществляется благодаря фототропизму сумок. Э. Беллер отмечал, что при расположении сумок этого гриба под прямым углом к поверхности гимения бо́льшая часть аскоспор будет потеряна — она осядет на противоположной стороне апотеция. Под действием фототропических реакций крышечка сумки слегка смещается в освещенную сторону, а этого вполне достаточно для освобождения из апотеция всех аскоспор. У микростомы вытянутой аскоспоры созревают одновременно во всех сумках и выбрасываются одним залпом.

Весной в хвойных и смешанных лесах встречается еще один представитель семейства саркосцифовых — *саркосома шаровидная* (Sarcosoma globosum). Ее апотеции шаровидной формы, сами темно-коричневые, а диск их черный, блестящий. Внутри апотеций имеет студенистую консистенцию и содержит много воды. Гифы мякоти погружены в желатинообразную массу. Апотеции этого гриба часто почти полностью скрыты под мхом, и наружу выступает только их верхняя часть (табл. 23). Они достигают

6—12 *см* высоты и 3—6 *см* в диаметре, но часто бывают значительно крупнее.

Обычный представитель саркосцифовых в наших хвойных лесах (особенно в ельниках) — *псевдоплектания черноватая* (Pseudoplectania nigrella), развивающаяся на лесной подстилке среди мхов. Ее довольно крупные сидячие апотеции имеют типичную блюдцевидную форму, а снаружи они войлочные. Как ткани апотеция, так и его диск черные. На почве грибы располагаются обычно группами.

СЕМЕЙСТВО МОРШЕЛЛОВЫЕ, ИЛИ СМОРЧКОВЫЕ (MORCHELLACEAE)

К этому семейству относятся пецицевые с крупными, варьирующими по форме апотециями, часто в виде шляпки на ножке. Их окраска преимущественно коричневых тонов, каротиноиды отсутствуют. Аскоспоры у сморчковых эллипсоидальные, гладкие, неокрашенные, в зрелом виде без капель масла. Однако во время развития на их полюсах скапливаются многочисленные наружные капли. Число ядер в зрелых спорах сильно варьирует, но обычно очень велико (20—60).

У грибов рода *сморчок* (Morchella) апотеции крупные, высотой не менее 6—10 *см*, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка правильных очертаний — яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра складок остаются стерильными. Края шляпки срастаются с ножкой, внутри она полая.

Все сморчки — весенние грибы, развивающиеся в лесах, парках, садах. Все представители этого рода съедобны.

Развитию апотециев сморчков предшествует половой процесс. У представителей этого рода нет аскогонов и антеридиев, а происходит с о м а т о г а м и я — слияние клеток обычных вегетативных гиф.

Как и у микростомы вытянутой, сумки сморчков фототропичны. Это очень важно для освобождения аскоспор у сморчков. Их сумки расположены в небольших ячейках. Если учесть, что аскоспоры отбрасываются на расстояние более 1 *см*, становится ясно, что при постоянной ориентировке сумок сморчков перпендикулярно к поверхности гимения из ячеек смогут выбросить споры только те сумки, которые расположены на их дне. Из всех остальных сумок споры будут попадать на противоположную сторону ячейки.

Фототропический изгиб вершины сумок позволяет избежать потерю большого числа аскоспор.

В противоположность большинству крупных дискомицетов с тактиосенситивным типом выбрасывания спор сморчки, а также представители семейства *лопастниковых* (Helvellaceae) обладают радиосенситивным типом освобождения спор. У них не наблюдается «взрыва», когда в гимении сразу много сумок выстреливают споры.

Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно и регулируется интенсивностью радиации.

Наиболее распространены два вида сморчков — *сморчок съедобный* (Morchella esculenta) и *сморчок конический* (M. conica) (табл. 24).

У сморчка съедобного шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, высотой 3—6 *см*, 3—5 *см* диаметром. Окраска шляпки от желто-бурой до бурой. Ячейки шляпки округлые. Ножка толщиной 1,5—2 *см* и длиной 3—7 *см*, буроватая, полая, бороздчатая. Этот гриб обильно развивается весной, с середины апреля до июня, особенно после теплых дождей. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями, чаще в травянистых, хорошо защищенных местах: под кустами, вдоль канав, на лужайках в парках и садах.

Сморчок съедобный распространен во всей умеренной зоне северного полушария, а также в Австралии.

Сморчок конический встречается с начала или середины апреля на прогретой земле в смешанных или хвойных лесах, на опушках и полянах, часто на песчаной почве. В Тянь-Шане этот гриб распространен до верхней кромки ельников, на высоту 2600 *м* над уровнем моря.

Шляпка у сморчка конического удлиненно-коническая, полая, приросшая по краю к ножке, желто-бурая или более темная, коричнево-черно-бурая, иногда она бывает серовато-черная. Ее поверхность ребристо-ячеистая, с вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Размер шляпки 3—7 *см*. Ножка цилиндрическая, полая, бороздчатая, светло-желтоватая или буроватая (табл. 24).

Значительно реже, чем два предыдущих вида, встречается *сморчок высокий* (Morchella elata) с более крупными апотециями (высотой до 25—30 *см*), чем у сморчка конического. Шляпка оливково-коричневая, коническая, с ячейками, ограниченными резко выделяющимися ребрами складок. Ножка на вершине по диаметру почти равна шляпке, беловатая или охряная, зернистая. Апотеции этого гриба развиваются в апреле — июне, обычно в небольшом количестве, на травянистых местах, по опушкам леса, в хвойных лесах. Чаще встречается в горах.

Все три вида сморчков часто поселяются на кострищах. Кроме костров, сморчки (особенно сморчок конический) в больших количествах развиваются на местах лесных пожаров. В Швейцарии, например, после большого лесного пожара в 1943 г. на пожарище распространился в огромных количествах сморчок конический. Сморчки, в отличие от некоторых других групп пецицевых, не являются облигатными карбофилами (или антракобионтами, как их иногда называют). Они способны развиваться и на почве с нормальной микрофлорой. Однако частичная стерилизация почвы и обогащение ее зольными элементами стимулируют массовое развитие сморчков.

Все сморчки съедобны, хотя наиболее вкусными считают сморчки конический и съедобный. Особенно ценно то, что они появляются весной, когда нет других грибов. Вопрос о ядовитости сморчков остается спорным. Р. Д ж. Б е н е д и к т, например, указывает, что гиромитрин — токсин, характерный для строчков, в сморчках не обнаружен. Другие авторы подходят к этому более осторожно. Во многих руководствах для грибников их называют «условно съедобными грибами» и рекомендуют ошпаривать или кипятить их перед приготовлением, обязательно сливая при этом воду.

Уже давно делались попытки вырастить плодовые тела сморчков в культуре. Эти грибы — напочвенные сапрофиты, поэтому теоретически такая культура возможна. Было разработано несколько способов выращивания сморчков.

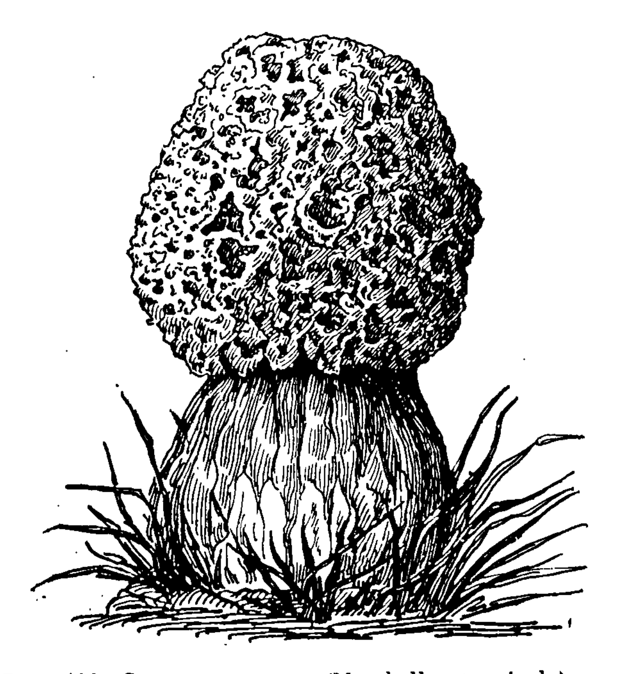


Рис. 123. Степной сморчок (Morchella steppicola).

По немецкому способу на подходящее место в лесу или саду высевали кусочки сморчков и засыпали их золой. Осенью посев прикрывали опавшими листьями или слоем соломы, которые весной убирали.

Французский способ разведения сморчков был основан на наблюдениях, что во Франции в садах сморчки обильно развиваются в тех местах, где остались неубранные гниющие яблоки. Сморчки выращивали на грядках с артишоками. По грядке разбрасывали кусочки грибов, осенью ее рыхлили и закрывали слоем яблочных выжимок, а на зиму прикрывали листьями. Весной покрытие снимали, а уже через 2 недели появлялись первые сморчки.

В культуре на питательных средах мицелий сморчков хорошо растет, но не образует апотециев. Хорошо изучены условия его развития, однако данные по физиологии плодоношения у этой группы грибов отсутствуют. В Национальном музее естественной истории во Франции ставили эксперименты по получению апотециев сморчка в культуре. Чистую культуру гриба выделяли из тканей плодового тела или аскоспор. Затем ее высевали в открытый грунт и горшки в теплице в почву, смешанную с яблочным компостом. Во втором случае развивались, однако, лишь мелкие немногочисленные апотеции.

Посев культуры в открытый грунт дал лучшие результаты. Сморчки хорошо росли на грядках.

Этими опытами была доказана возможность выращивать сморчки в культуре, однако для этого нужна разработка способов их промышленного получения, и в первую очередь селекция штаммов сморчков на урожайность.

Сморчок степной (Morchella steppicola) очень редко встречается в европейской части СССР и в Средней Азии в полынных степях (рис. 123). Шляпка у этого гриба шаровидная или угловато-шаровидная, серовато-коричневого цвета; образуется она на очень короткой белой плотной ножке. Его апотеции достигают в высоту до 25 *см* и массы до 2 *кг* (Б. П. В а с и л ь к о в).

Второй род сморчковых — *верпа*, или *шапочка* (Verpa). У него колокольчатые наперстковидные шляпки со свободными краями. Снаружи шляпка морщинистая, складки извилистые, расположены вертикально (табл. 24). Ножка длинная, цилиндрическая, желтоватая или буроватая.

Сморчковая шапочка (Verpa bohemica) встречается в лиственных лесах, особенно осиновых, местами очень обильно. Шляпка у этого гриба 3—5 *см* в диаметре, бурая, изредка желтовато-бурая. Ножка цилиндрическая, беловатая, длинная. В сумках по две аскоспоры.

СЕМЕЙСТВО ЛОПАСТНИКОВЫЕ, ИЛИ ГЕЛЬВЕЛЛОВЫЕ (HELVELLACEAE)

Семейство гельвелловых включает пецицевые грибы с апотециями, расчлененными на ножку и шляпку различной формы (лопастной, неправильно складчатой и т. д.). Реже апотеции дисковидные или слегка выпуклые. Аскоспоры гладкие или скульптурированные, эллипсоидные или веретеновидные. В них всегда присутствуют 1—3 крупные капли жира. Число ядер в аскоспорах строго фиксировано и равно 4. Большинство представителей этого семейства обитает на почве, некоторые развиваются на древесине.

У грибов рода *лопастник*, или *гельвелла* (Helvella) апотеции крупные, часто высотой 6—10 *см*, нередко больше, с двухлопастной (седловидной) или трехлопастной шляпкой, всегда с гладкой поверхностью, со свободным краем. Ножка цилиндрическая, гладкая или опушенная, бороздчатая и полая.

Представители этого рода обитают на почве, реже на древесине. Их можно встретить в лиственных или хвойных лесах, по обочинам дорог. Многие из них довольно строго приурочены к тем или иным видам деревьев, однако образование ими микоризы пока не доказано.

Большинство видов рода распространено в умеренной зоне северного полушария. Они хорошо представлены в Европе, Азии и Северной Америке. В южном полушарии его распространение почти неизвестно. Многие виды были обнаружены в субтропиках и в Арктике, в тропиках грибов этого рода нет.

Сроки плодоношения у лопастника иные, чем у сморчковых. У многих его представителей апотеции развиваются в конце лета или осенью, хотя другие являются типичными весенними грибами.

Апотеции гельвеллы залагаются как пучок ветвящихся гиф. Морфологически дифференцированных гаметангиев нет. Затем образуется маленький клубок гиф, в дальнейшем дифференцирующийся на шляпку и ножку. Зачаток апотеция в этот момент не превышает 1 *мм*.

С мая по ноябрь на земле, часто среди травяного покрова развиваются апотеции *гельвеллы ямчатой* (Helvella lacunosa). Они состоят из двух- или трехлопастной шляпки с толстым свободным краем и серой или черно-серой поверхностью, несущей гимений. Внутри шляпка серовато-белая. Ножка апотеция книзу расширяется, имеет сильно складчатую или бороздчатую поверхность и как бы состоит из ряда параллельных тяжей, серая, позднее темнеющая. Высота апотециев около 7—10 *см*, диаметр шляпки 2—5 *см* (табл. 24). Этот вид встречается обычно в лиственных, реже хвойных лесах у дорог, а также на местах старых костров. Иногда его можно найти на гниющих пнях. Наиболее распространен в Европе. Этот гриб считают съедобным, но не имеющим значения.

Другой вид этого рода — *гельвелла курчавая* (Helvella crispa) — развивается в конце лета и осенью в лиственных лесах, часто среди травы. Его апотеции сильно варьируют по форме и размерам. Шляпка 2—4-лопастная, ее края свободны и выглядят гофрированными или курчавыми, откуда и происходит название вида. Наружная поверхность ее светло-желтая. Ножка апотеция прямая или изогнутая, с продольными складками и бороздками, к основанию часто вздутая, белая. Северная граница распространения этого вида — 60—62°. Неизвестно, связано это с климатическими условиями или с тем, что эта широта — граница распространения многих лиственных деревьев.

Крупные апотеции *гельвеллы инфула* (Helvella infula, рис. 124) развиваются осенью на сильно разрушенной древесине и влажных остатках костров. После лесных пожаров этот вид часто заселяет обугленные остатки деревьев. Оптимальным для его развития является субстрат, содержащий древесные остатки и уголь. На кострах он образует более крупные и многочисленные апотеции, чем на других субстратах. Апотеции этого гриба достигают 20—25 *см* высоты. Их шляпки 2—4-лопастные, в отличие от других видов рода края лопастей срастаются. Шляпка имеет каштаново-бурую окраску. Ножка цилиндрическая, беловатая, полая, у основания толщиной до 4—4,5 *см*.

Для рода *строчок*, или *гиромитра* (Gyromitra) характерны крупные апотеции неправильных

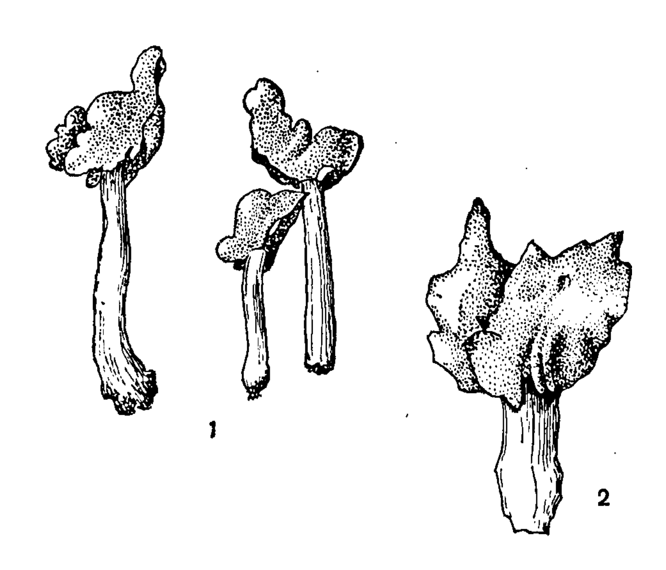


Рис. 124. Представители рода гельвелла:

1 — гельвелла эластичная (Helvella elastica); *2* — гельвелла инфула (H. infula).

очертаний. Шляпка неправильно яйцевидная или бесформенная, с беспорядочной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, неправильной формы, часто бороздчатая, белая или светлая. Грибы этого рода — сапрофиты на почве, они обильно развиваются весной.

Наиболее распространенный вид этого рода — *строчок обыкновенный* (Gyromitra esculenta, табл. 24), часто в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Иногда развивается до осени. Этот гриб часто встречается на вырубках, у дорог.

Строчок обыкновенный считают условно съедобным грибом. При его употреблении в пищу рекомендуется прокипятить собранные грибы, а воду слить. Однако именно с этим грибом связаны случаи отравления, заканчивающиеся смертью. Уже более 80 лет причиной отравления строчками считали содержащуюся в их апотециях гельвелловую кислоту. С этими представлениями связаны рекомендации отваривать строчки или обдавать их кипятком перед приготовлением, поскольку гельвелловая кислота экстрагируется из грибов горячей водой. Однако недавно П. Х. Листом и П. Люфтом (1967) было выяснено, что гельвелловой кислоты не существует: в старых работах за нее принимали смесь органических кислот. В апотециях строчков был обнаружен другой токсин — гиромитрин. Он не удаляется из них даже длительным кипячением. Содержание токсина в строчках колеблется, по-видимому, в зависимости от условий развития или штамма гриба. Так, в ФРГ в строчках был обнаружен гиромитрин в количестве 1676 *мг* на 1 *кг* свежих плодовых тел. В других странах строчки употребляют в пищу без каких-либо последствий.

Гиромитрин обнаружен сейчас в строчке обыкновенном и *строчке гигантском* (Gyromitra gigas), а также в апотециях некоторых гельвелл. У сморчков гиромитрин не обнаружен. По характеру воздействия на организм гиромитрин напоминает токсин бледной поганки.

Род *ризина* (Rhizina) представлен только одним видом — грибом *ризина волнистая* (Rhizina undulata). Он поселяется на почве в сосновых лесах, часто около старых кострищ в конце лета и осенью. Его апотеции напоминают мясистые корочки размером до 10 *см*, сначала они плоские, распростертые, затем выпуклые, каштаново-бурые, часто с беловато-желтым краем. Поверхность их волнистая или бугристая. С нижней стороны апотеции желтоватые или буроватые с многочисленными желтоватыми корневидными ризоидами.

Способность ризины волнистой паразитировать на корнях хвойных была известна в Европе еще в конце прошлого века, но до сих пор она еще полностью не исследована. Гриб может поражать саженцы и деревья в возрасте 20—50 лет многих видов хвойных, например сосны, лиственницы. Корни лиственных деревьев этим грибом не поражаются.

Гриб развивается как паразит на корнях преимущественно после разжигания костров или сжигания древесных остатков, на местах лесных пожаров. Прогревание почвы под действием огня стимулирует развитие ризины волнистой. Аскоспоры паразита выбрасываются из апотециев в июле — сентябре и вымываются дождем в почву. При лесных пожарах и у костров многие из них погибают. Однако в зоне с температурой 38—45° С аскоспоры подвергаются тепловому шоку и активно прорастают. Развивающийся мицелий заселяет корни живых деревьев до развития конкурентной микрофлоры. Здесь играет роль и частичная стерилизация почвы огнем. В дальнейшем инфекция может передаваться от дерева к дереву, вызывая их заболевание и гибель. В хвойных лесах развитие болезни наблюдается преимущественно вокруг старых костров. Сильно поражаются саженцы (их гибель иногда доходит до 100%). После лесных пожаров ризина волнистая развивается в больших количествах, особенно на песчаной почве и хорошо освещенных местах.

На влажной почве, особенно на солнечных местах в хвойных лесах, в конце апреля и мае большими группами развиваются апотеции *дисцины щитовидной* (Discina ancilis, табл. 23). Они сначала закрыты, затем раскрываются и растут в ширину, приобретая блюдцевидную и наконец плоско распростертую волнистую форму.

СЕМЕЙСТВО ПЕЦИЦЕВЫЕ (PEZIZACEAE)

В семействе пецицевых объединены грибы с апотециями типичного строения (дисковидными или чашевидными) и амилоидными сумками, которые при окрашивании иодом приобретают синий цвет.

Центральный род этого семейства — *пецица* (Peziza) — объединяет около 100 видов. Для него характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции размером 1—5 *см*, бурого или коричневого цвета, снаружи они гладкие или мучнистые. Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве (Peziza pustulata, P. badia и др.). Немногие из них лигнофилы, как, например, *пецица фиолетово-черная* (P. violaceo-nigra), развивающаяся на гнилой древесине и пнях лиственных деревьев. В этом роде есть также карбофилы и копрофилы.

Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные

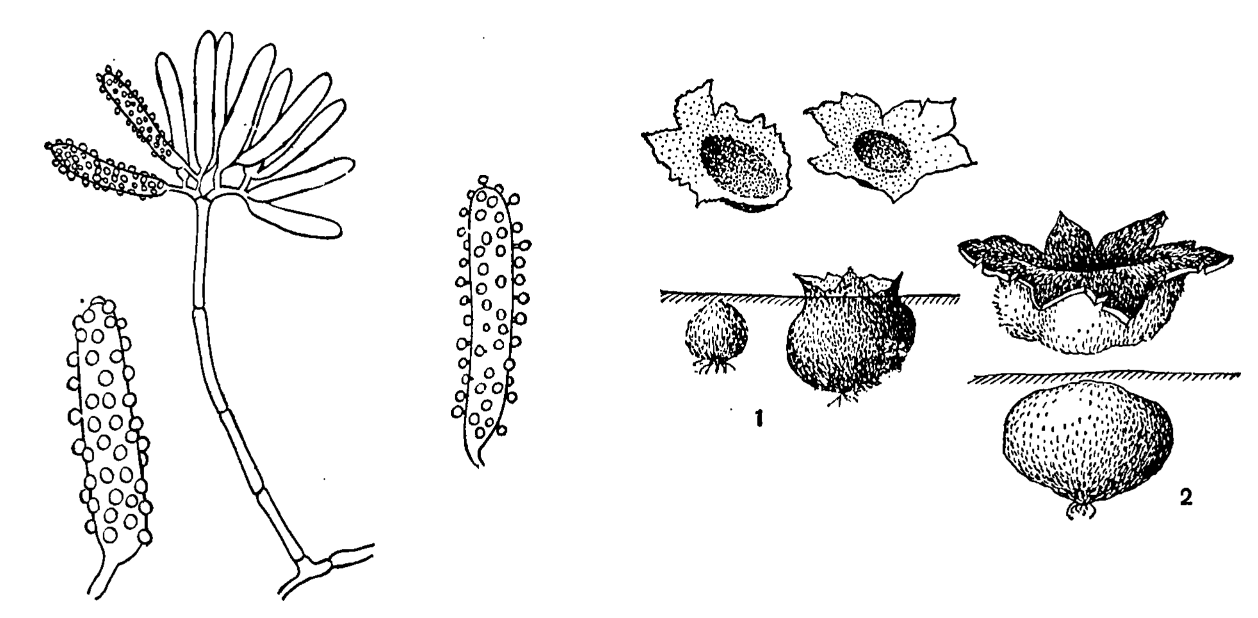


Рис. 125. Остракодерма (Ostracoderma). Конидиеносцы с конидиями.

Рис. 126. Пецицевые: *1* — сепультария песчаная (Sepultaria arenosa); *2* — саркосфера толстая (Sarcosphaera crassa).

фиолетово-коричневые апотеции *пецицы фиолетовой* (Peziza violacea, табл. 25). В сукцессиях карбофилов на кострищах она следует за *пиронемой омфалодес* (Pyronema omphalodes) и *геопиксисом угольным* (Geopyxis carbonaria).

Другой распространенный вид этого рода — *пецица коричневая* (Peziza badia). Этот гриб встречается с лета до осени на влажной почве в хвойных лесах, вдоль дорог, на опушках. Его крупные каштаново-коричневые апотеции собраны обычно большими группами.

Пецица пузырчатая (P. vesiculosa) имеет чашевидные апотеции с изорванными краями и коричневым гимением. Снаружи апотеции беловатые и мучнистые. Гриб развивается с весны до сентября в садах, на компосте, навозе, хорошо удобренной влажной почве, часто образуя большие группы. Иногда встречается он также в цветочных горшках.

В теплицах на пропаренной почве иногда поселяется *пецица остракодерма* (P. ostracoderma). Она образует при росте на стерильной почве и в культуре конидиальную стадию типа остракодерма (рис. 125).

К этому же семейству относится *саркосфера толстая* (Sarcosphaera crassa), распространенная в лесах на известковой почве весной и в начале лета. Она образует первоначально замкнутые апотеции диаметром до 15 *см* в виде беловатых толстостенных полых шаров. Позднее они выступают частично из почвы и раскрываются несколькими треугольными лопастями (рис. 126). Гимений в зрелости фиолетовый, позднее темнеет. Гриб считают ядовитым.

СЕМЕЙСТВО АСКОБОЛОВЫЕ (ASCOBOLACEAE)

Пецицевые грибы этого семейства образуют мелкие апотеции, обычно не более нескольких миллиметров в диаметре, с хорошо развитым субгимением. Зрелые сумки у представителей этой группы удлиняются и выступают над поверхностью гимения (рис. 127). Аскоспоры бесцветные или окрашенные, часто пурпурные. Большинство видов этой группы — копрофилы.

Аскоболовые хорошо растут в культуре и образуют апотеции на питательных средах, поэтому их широко используют как объекты в генетических и биохимических исследованиях. По этой же причине их цикл развития хорошо изучен.

Большинство представителей семейства асколовых — копрофилы. Лишь немногие из них развиваются на почве (Ascobolus geophilus), на лесной подстилке (Sphaerosoma fuscescens), бумаге, тканях и других субстратах. Копрофильные грибы занимают своеобразную экологическую нишу, часто недоступную для других организмов. Их плодовые тела образуются на навозе, а выброшенные из них споры попадают на траву, которая поедается животными. Таким образом споры копрофилов снова попадают в кишечник животного, а оттуда на навоз. Последний представляет собой субстрат, подвергнутый частичной стерилизации под действием повышенной температуры и гидролитических ферментов в пищеварительном тракте животного. Сохранять жизнеспособность в таких условиях могут только споры немногих видов.

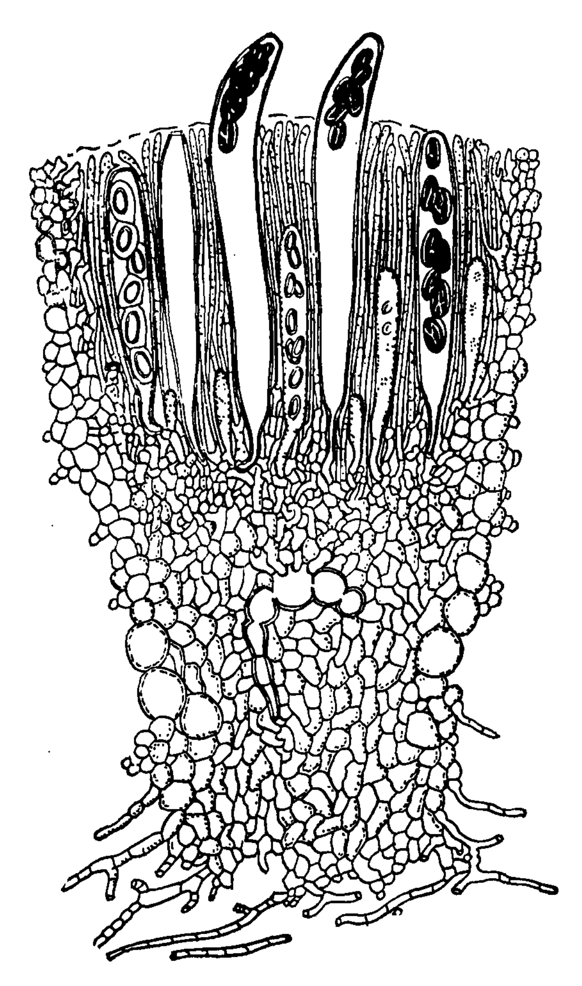


Рис. 127. Асколобус (Ascobolus). Разрез апотеция.

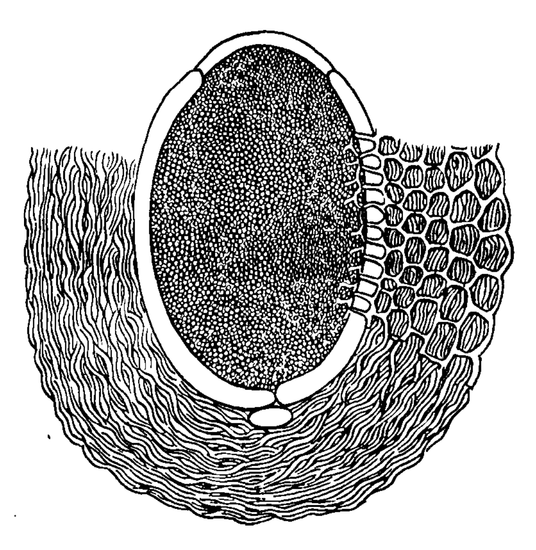


Рис. 128. Телеболус (Thelebolus). Апотеций с одной многоспоровой сумкой.

Многие асколобовые — облигатные эндокопрофильные грибы: их аскоспоры прорастают только после прохождения через пищеварительный тракт животного. Копрофильные грибы имеют, как правило, приспособления, повышающие вероятность попадания их спор на растения. Это достигается у копрофилов из различных систематических групп тремя основными путями: активным выбрасыванием спор на такие расстояния, что они без участия ветра могут попасть на траву; фототропическими реакциями (под действием света) репродуктивных органов; образованием на спорах слизистой обвертки, при помощи которой они приклеиваются к траве.

У асколобовых можно наблюдать все эти приспособления, выраженные неодинаково у грибов разных видов. У них обнаружена фототропическая реакция сумок, выбрасывающих аскоспоры в направлении источника света. Аскоспоры асколобовых выбрасываются обычно на большое расстояние — до 25—60 *см*. Дальность полета спор достигается за счет их сравнительно крупных размеров. У *асколобуса погруженного* (Ascobolus immersus), например, размеры аскоспор 50—70 × 25—40 *мкм*. Аскоспоры небольшого размера склеиваются слизью в группы и выбрасываются как единое целое. Так, у грибов рода *сакколобус* (Saccobolus) выбрасываются вместе 8 аскоспор, а у видов рода *рипаробиус* (Rhyparobius) — 32—64 аскоспоры. А в маленьких апотециях *телеболуса карликового* (Thelebolus nanus, рис. 128) образуется только одна сумка с 256 аскоспорами, которые выбрасываются в слизистом комке на расстояние до 7 *см*. Споры асколобовых часто окружены слизью и легко приклеиваются к стеблям травы. Они хорошо переносят повышенную температуру, а прогревание их при 50—70° С в течение 5—10 *мин* стимулирует их прорастание.

Наиболее крупный род рассматриваемого семейства — *асколобус* (Ascobolus) — объединяет около 50 видов. Большинство из этих грибов — копрофилы. Для асколобусов характерны небольшие сидячие апотеции, сначала шаровидные или грушевидные, затем раскрывающиеся, мягкие, светлые (рис. 127). Сумки выступают над поверхностью гимения. Аскоспоры у видов этого рода эллипсоидальные, с плотной, продольно исчерченной оболочкой, фиолетовые или винно-красные.

Обычные копрофильные виды из этого рода — асколобус навозный (A. stercorarius) и асколобус погруженный (A. immersus) развиваются на конском навозе. Первый из них образует на навозе группы довольно крупных для этого рода апотециев (диаметром до 5 *мм*), желтого или желто-коричневого цвета. Когда апотеции созревают, их диски выглядят темными из-за

выступающих над гимением вершин сумок с аскоспорами. Апотеций функционирует обычно около 10 дней. Сумки в нем созревают поочередно, по 20—40 в день. Аскоспоры выбрасываются из них одновременно, обычно в середине дня.

У развивающегося часто вместе с предыдущим видом асколобуса погруженного апотеции мельче (не более 1,5 *мм* в диаметре), зеленоватые или желтоватые. Самые крупные апотеции в этом роде образует асколобус великолепный (A. magnificus) (до 1,5 *см*).

Другой род этого семейства — *аскофанус* (Ascophanus) — характеризуется апотециями с типичным для семейства строением. Они часто студенисто-мясистые, светлые или довольно яркие. Споры не окрашены. Грибы этого рода — преимущественно копрофилы на помете травоядных животных, некоторых хищных и грызунов, а также птиц. Некоторые грибы встречаются на почве и растительных остатках. *Аскофанус мясо-красный* (Ascophanus carneus) с розовыми или красноватыми апотециями, не превышающими в диаметре 1—2 *мм*, встречается на навозе (табл. 25).

Апотеции асколоболовых могут быть развиты в разной степени. Например, у *аскодесмиса чернеющего* (Ascodesmis nigricans), встречающегося на экскрементах различных животных, апотеции лишены эксципула. Сумки в них располагаются на субгимении (рис. 129). Апотеции этого гриба имеют подушковидную форму, очень мелкие (диаметром 0,1—0,3 *мм*), беловатые, затем темнеющие.

Для включаемого сейчас в это же семейство рода *сферосома* (Sphaerosoma) характерны хорошо развитые апотеции, на ранних стадиях развития сходные с апотециями других асколоболовых. Позднее их гимениальная сторона сильно разрастается и зрелый апотеций имеет часто вид шара с гимением на поверхности (рис. 130). Представители этого небольшого рода обитают в лесах на опавших листьях. Из-за формы апотеция их часто смешивают с трюфелевыми.

СЕМЕЙСТВО ПИРОНЕМОВЫЕ (PYRONEMATACEAE)

Это самое обширное и разнообразное по морфологии и экологии семейство в порядке пецицевых. Его представители образуют типичные дисковидные или чашевидные апотеции, чаще сидячие, различных размеров — от нескольких миллиметров до 10 *см* в диаметре. Часто они имеют яркую окраску, обычно красно-оранжевых тонов, обусловленную присутствием пигментов из группы каротиноидов. У других представителей этого семейства каротиноиды отсутствуют и апотеции имеют желтоватую или коричневую окраску. Для нескольких родов из этого семейства характерны апотеции, покрытые волосками.

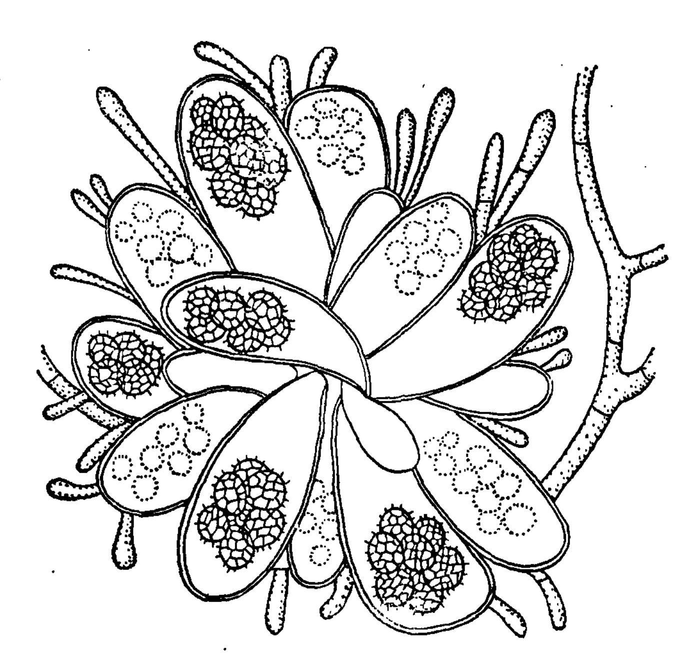


Рис. 129. Аскодесмис (Ascodesmis).

Аскоспоры пиронемовых шаровидные или эллипсовидные, с гладкой или скульптурированной оболочкой, всегда одноядерные. Часто они содержат одну или несколько капель масла.

Многие пиронемовые хорошо растут в культуре на питательных средах. У некоторых из них в этих условиях обнаружены конидиальные спороношения, неизвестные в природе.

Среди пиронемовых известны как гомоталличные, так и гетероталличные виды. У многих хорошо изучено развитие апотециев. К этому семейству относится классический объект изучения полового процесса, типичного для высших аскомицетов, — *пиронема омфалодес* (Pyro-

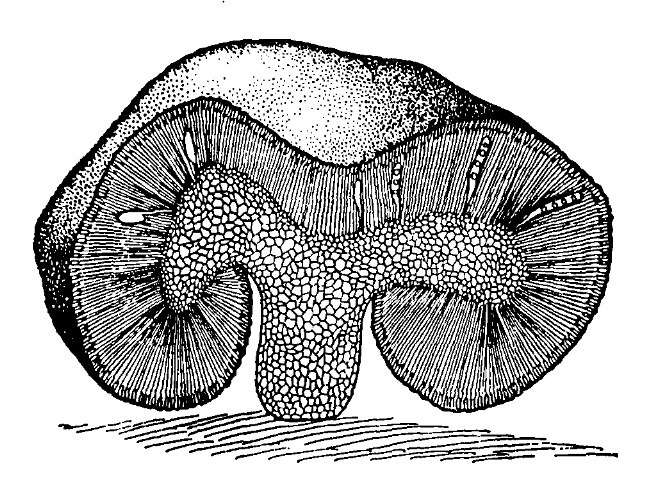


Рис. 130. Сферосома (Sphaerosoma). Разрез апотеция.

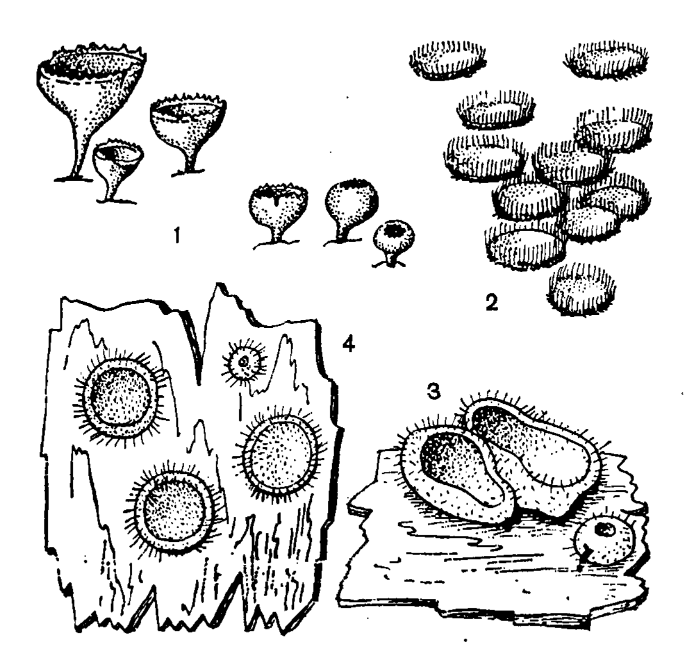


Рис. 131. Пиронемовые:

1 — геопиксис угольный (Geopyxis carbonaria); 2 — трихофея скученная (Trichophaea gregaria); 3 — гумария полушаровидная (Humaria hemisphaerica); 4 — скутеллиния блюдцевидная (Scutellinia scutellata).

nema omphalodes, табл. 25). У некоторых пиронемовых, например у гетероталличного вида *антракобия черноокаймленная* (Anthracobia melaloma), половой процесс сходен с таковым у пиронемы. У других представителей этого семейства антеридии хотя и образуются, но не функционируют. У *скутеллинии блюдцевидной* (Scutellinia scutellata) развиваются многоядерные аскогоны, в которых происходит попарная ассоциация ядер и образование дикарионов.

Все пиронемовые — сапрофиты на различных субстратах: почве, опаде, древесине, экскрементах. В этом семействе представлены все экологические группы, к которым относятся пецицевые.

Многие пиронемовые обитают в лесах разного типа на почве. К этой группе относятся такие широко распространенные гумусовые сапрофиты, как *алеврия оранжевая* (Aleuria aurantia), грибы из рода *гумария* (Humaria), *трихофея скученная* (Trichophaea gregaria, рис. 131) и многие другие пиронемовые.

Крупные оранжевые апотеции алеврии оранжевой достигают в диаметре 5—10 *см*. Они развиваются обычно большими группами (табл. 25) на сырой земле в смешанных и лиственных лесах, на влажных лугах, в садах, нередко у дорог, обычно на местах, хорошо освещенных солнцем. Этот вид встречается с начала лета до осени.

Во второй половине лета и осенью на почве в лесах, особенно среди травы, нередко обильно развиваются очень мелкие апотеции трихофеи скученной (рис. 131,*2*). Они имеют чашевидную или блюдцевидную форму, сидячие, диаметром не более 1—2,5 *мм*, коричневые, покрыты снаружи прямыми коричневыми волосками. Их гимений имеет сероватую окраску.

Гумария полушаровидная (Humaria hemisphaerica, рис. 131,*3*) имеет апотеции средней величины, от 0,5 до 2 *см* диаметром. Свое название этот вид получил в связи с тем, что его апотеции, вначале шаровидные и замкнутые, раскрываясь, долго сохраняют полушаровидную форму. Снаружи они покрыты массой прямых бурых волосков. Гимений у этого вида сероватый или желтоватый.

Гриб часто встречается на почве в хвойных лесах, на древесине лиственных и хвойных деревьев.

Грибы из рода *отидея* (Otidea) обитают на почве в лесах как подстилочные сапрофиты. Апотеции у представителей этого рода развиваются односторонне и приобретают характерную уховидную форму. У *отидеи ослиной* (Otidea onotica), часто обильно развивающейся в конце лета и осенью на подстилке в лиственных или смешанных лесах, они обычно располагаются группами. Их гимениальный слой имеет яркую желтовато-оранжевую или красноватую окраску.

У другого гриба, тоже значительно распространенного,— *отидеи заячьей* (Otidea leporina)—апотеции имеют такую же форму и размеры, но более темную, охряную или коричневую, окраску. Их гимений желтовато-коричневый или ржавого цвета. Гриб встречается осенью большими группами на опаде в хвойных лесах, часто среди мхов или вереска.

К грибам-лигнофилам, не имеющим приуроченности к какому-либо определенному типу древесины, относится *скутеллиния блюдцевидная* (Scutellinia scutellata, рис. 131,*4*), довольно часто встречающаяся летом и осенью во влажных местах на гниющих ветвях, древесине. Иногда ее апотеции располагаются на почве, но, выкопав их, всегда можно обнаружить, что они развиваются на погруженных в почву гнилушках. Апотеции этого гриба часто образуют большие скученные группы. Они диаметром 2—8 *мм*, блюдцевидные, с очень ярким, киноварно-красным, гимениальным диском, окаймленным бурыми заостренными волосками.

Широко представлены среди пиронемовых карбофильные грибы. Они развиваются на старых кострах нередко уже через 2—3 недели, образуя на них массу апотециев. Одной из первых появляется на кострищах *пиронема омфалодес* (Pyronema omphalodes), с беловатым паутинистым мицелием, на котором образуют-

ся обильные оранжевые или розовые апотеции, часто сливающиеся в корочки (табл. 25).

Один из наиболее распространенных у нас карбофилов — *геопиксис угольный* (Geopyxis carbonaria, рис. 131). Его многочисленные небольшие апотеции (диаметром 0,3—2 *см*) развиваются обильно весной и летом на старых кострищах. Апотеции этого гриба кубковидные, снаружи грязновато-бурые, с охряно-бурым гимением. Края апотециев тонкие, беловатые, разорванные в виде многочисленных зубчиков.

Карбофильные грибы обычно очень чувствительны к влиянию нормальной почвенной микрофлоры и развиваются на кострах, где почва частично простерилизована огнем. Для их развития необходимо также, по-видимому, высокое содержание минеральных веществ. По мере зарастания кострищ и восстановления на них почвенного слоя карбофильные пиронемовые вытесняются другими группами грибов.

Некоторые представители семейства пиронемовых — копрофилы. Это грибы из родов *хейлимения* (Cheilymenia), *копробия* (Coprobia), *гумария* (табл. 25) и др. *Копробия зернистая* (Coprobia granulata) очень часто поселяется на свежем коровьем помете летом и осенью. Ее апотеции развиваются большими группами, нередко полностью покрывающими субстрат. Они мелкие, диаметром около 3 *мм*, сначала замкнутые, а затем блюдцевидные, с плоским, ярко-желтым диском гимения.

ПОРЯДОК ТРЮФЕЛЕВЫЕ (TUBERALES)

Грибы порядка трюфелевых относятся к группе гипогейных (подземных) аскомицетов. Этот порядок включает около 100 видов, характерный признак которых — подземные плодовые тела, называемые обычно т р ю ф е л я м и.

Трюфели — грибы в последнее время малоизвестные, почти забытые. Сведения об их местонахождениях в нашей стране очень скудные. Но когда-то они были широко известны и как ценный продукт имели большой спрос. Чаще всего трюфели растут в более теплых районах умеренной зоны, особенно во Франции, Италии, Испании, Португалии, южных районах ГДР и ФРГ, на юго-западе и в средней полосе европейской части СССР. За пределами Европы известны в Северной Африке и Калифорнии.

Плодовые тела трюфелей округлые или клубневидные, мясистой или хрящеватой консистенции, в зрелом состоянии у большинства видов замкнутые. Плодовые тела трюфелей (в зависимости от вида) по величине могут быть от лесного ореха до крупного картофельного клубня

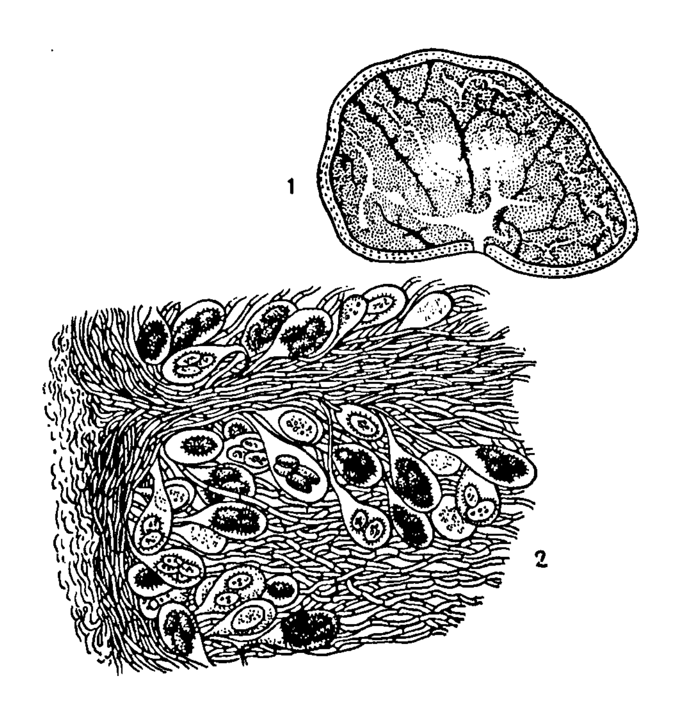


Рис. 132. Плодовое тело трюфеля:

1 — разрез плодового тела; *2* — разрез части этого тела с сумками.

и даже крупнее, а масса их иногда достигает 1 *кг*.

Наружная часть плодового тела трюфелей дифференцирована в виде кожистого слоя — п е р и д и я, который снаружи может быть гладким, растрескивающимся или покрытым более или менее крупными полиэдрическими бородавками. Мясистая ткань гриба на разрезе имеет характерный мраморный рисунок, состоящий из чередующихся светлых и темных прожилок (рис. 132).

Первые прожилки носят наименование внутренних вен, а вторые — наружных.

У некоторых видов трюфелей (Tuber excavatum, T. rufum) наружные вены все сходятся к одному пункту на поверхности плодового тела, где его оболочка прорывается, и они таким образом открываются наружу. У других, например у *летнего трюфеля* (T. aestivum), таких точек на поверхности плодового тела несколько. С наружными венами чередуются внутренние, более плотные. Они отходят от наружных частей под общей оболочкой и загибаются к одному и тому же пункту.

Сумки трюфелей располагаются в плодовом теле либо на внутренних венах, образуя нечто подобное гимениальному слою (при этом наружные вены похожи на сильноскладчатые пластины), либо распределяются в аскокарпах гнездообразно. Эта особенность принимается в качестве систематического признака.

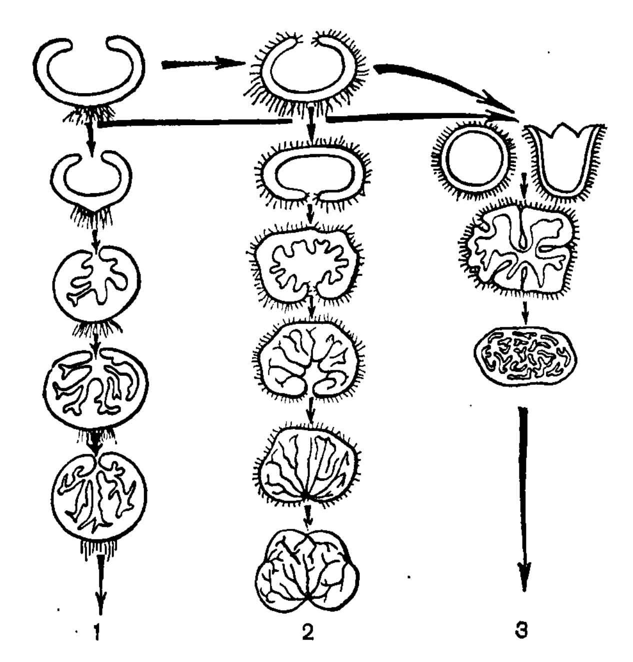


Рис. 133. Пути филогенетического развития плодовых тел трюфелевых грибов из типичных апотециев дискомицетов.

Сумки трюфелевых грибов имеют разнообразную форму. Они могут быть шаровидные, широкоовальные, булавовидные, мешковидные, реже цилиндрические, содержащие 1, 2, 4 или 8 спор. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или бурые, шаровидные или эллипсовидные. Их оболочка обычно грубосетчатая или шиповатая, бородавчатая. Освобождение спор происходит пассивно при полном разрушении аскокарпа либо при поедании их животными.

На ранних стадиях развития плодовые тела располагаются среди густого сплетения мицелия в виде мелких округлых телец и в тесной связи с ним. К концу зимы или ранней весной в них уже можно различить отдельные внутренние ткани и даже ясно видеть цвет и строение поверхности. В дальнейшем мицелий исчезает и зрелое плодовое тело лежит в земле свободно или только прилегает к мицелию более или менее выдающимся основанием (роды Choiromyces и Terfezia).

На молодых стадиях развития гриба Tuber excavatum зачатки плодовых тел закладываются в виде открытого блюдцевидного образования, на вогнутой и несколько складчатой поверхности которого появляются зачатки гимениального слоя в виде палисадно расположенного слоя парафиз. При дальнейшем развитии зачаток аскокарпа, находящийся в почве, не имеет возможности разрастаться вширь. Поэтому он образует многочисленные складки на поверхности гимения, а затем смыкает свое первоначально широко открытое устье до узкого отверстия, т. е. того пункта, в котором открываются наружные вены. Покрывающий их гимений первоначально сложен из одних парафиз, которые со временем сильно разрастаются, переплетаются с такими же парафизами, отходящими от противоположной складки, и заполняют промежутки между ними рыхлым сплетением гиф, образуя таким образом наружные вены. На границе между внутренними и наружными венами среди парафиз развиваются сумки, не образующие правильного гимениального слоя. Они часто содержат менее восьми спор в результате ранней дегенерации части из них. У грибов рода *шоиромицес* (Choiromyces) при сходном первоначальном развитии гимений закладывается не на всей поверхности складок, а только лишь в наиболее глубоких ее частях; верхние же участки их срастаются друг с другом, так что исчезает просвет наружных вен. В силу этой особенности в зрелом плодовом теле гимений с сумками выстилает замкнутые, не сообщающиеся друг с другом щелевидные полости.

При всем несходстве зрелых плодовых тел трюфелевых грибов с апотециями дискомицетов онтогенетическое развитие их показывает значительные черты близости и сходства, что дает основание выводить трюфелевые из дискомицетов и более конкретно из порядка пецицевых (Pezizales).

Пути развития плодовых тел трюфелевых грибов из типичных апотециев наглядно представлены на рисунке 133.

Таким образом, плодовые тела трюфелей могут быть определены как подземные, сильноскладчатые апотеции. На этом основании некоторые систематики выделяют трюфели как порядок группы дискомицетов.

Трюфелевые грибы представляют прекрасный пример влияния условий существования на морфологию плодового тела. Аскокарпы трюфелей вторично смыкаются, защищая с помощью перидия сумки, развивающиеся внутри, от давления почвы. Типичный гимений дискомицетов теряет свои первоначальные черты, а сумки — свою цилиндрическую форму и упорядоченное расположение, что объясняется отсутствием необходимости рассеивать активно споры, и они освобождаются лишь при общем разрушении плодового тела.

В семействе трюфелевых сумки образуют гимениальный слой. Плодовые тела при созревании не разрушаются в порошок. Это семейство представлено родами: *бальзамия* (Balsamia), *шоиромицес* (Choiromyces), *стефензия* (Stephensia), *тубер* (Tuber).

В семействе терфезиевых сумки распределены в плодовых телах гнездообразно. Аскокарпы

при созревании не разрушаются в порошок. В семейство входят роды: *пикоа* (Picoa), *тирмания* (Tirmania), *терфезия* (Terfezia). Некоторые авторы включают в этот порядок и семейство элафомицетовых (Elaphomycetaceae, стр. 127).

Трюфели предпочитают рыхлую, известковую, отчасти железистую почву, происшедшую от выветривания чистых или мергельных известняков, малопригодную для других растений. Для этой почвы характерно, что в присутствии извести перегнивающие растительные остатки (опавшие листья, веточки) легко разлагаются, давая большое количество азотистых продуктов, используемых мицелием гриба.

Трюфелевые грибы — обязательные микоризообразователи и поэтому произрастают по соседству с теми или иными высшими растениями. Например, *черные трюфели* (Tuber melanosporum, T. aestivum) растут в лесах с плюсконосными деревьями — дубом, буком, грабом, орешником. Эти деревья и особый тип почвы являются благоприятным условием для произрастания трюфелей. *Белые трюфели* (T. magnatum, Choiromyces meandriformis) растут в лиственных лесах с березой, тополем, ильмом, липой, ивой, рябиной, боярышником. Изредка трюфели образуют микоризу с такими деревьями, как можжевельник, пихта и сосна.

Грибы рода терфезия образуют микоризу с растениями из семейства ладанниковых.

Мицелий трюфеля дает обычно от 3 до 7 плодовых тел, расположенных в кружок, как бы в гнезде. При созревании они приподнимают почву, что для сборщиков трюфелей служит признаком присутствия грибов. С каждым годом подобные гнезда разрастаются и расширяются, и, если не нарушать мицелий, на этих местах, называемых трюфельниками, можно ожидать урожая грибов в последующие годы. Для своего полного развития трюфели требуют от 3 до 4 месяцев, и различные их виды созревают от лета до зимы. Так, *зимний трюфель* (T. brumale) созревает с ноября до февраля, *летний* (T. aestivum) — в июне — июле. Находящиеся под землей плодовые тела не повреждаются морозами, достигающими 6 °С, хотя легко подмерзают и теряют свой вкус даже при незначительных заморозках, находясь на поверхности почвы.

Трюфели — высокоценимые гурманами многих стран грибы. Некоторые из них известны еще из далекой древности. Среди имеющих практическое значение трюфелей наиболее ценным и важным, несомненно, считается настоящий черный французский трюфель (T. melanosporum), или перигорский трюфель (от названия провинции, где он произрастает) (табл. 26).

Плодовые тела черного французского трюфеля угловато-округлые, с крупными бородавками

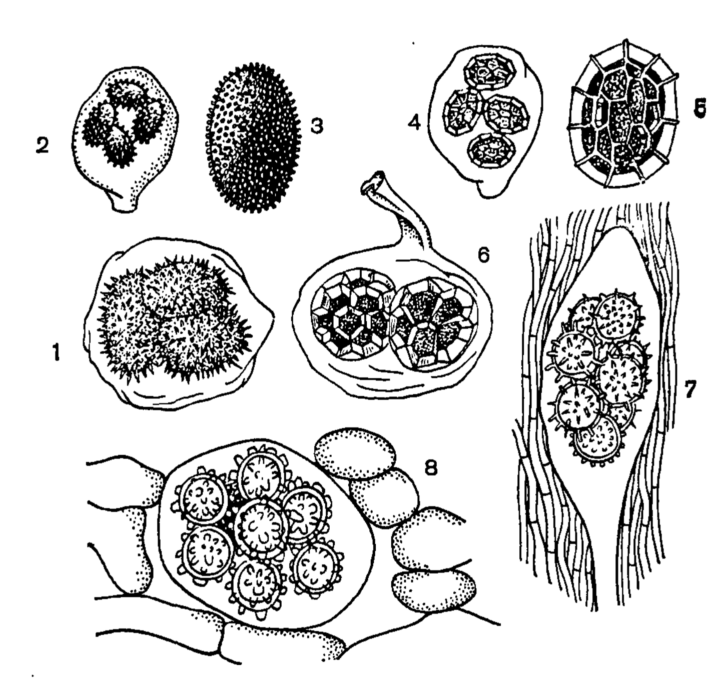


Рис. 134. Сумки и аскоспоры различных видов трюфелей:

1 — черный французский трюфель (Tuber melanosporum); 2, 3 — зимний трюфель (T. brumale); 4, 5 — летний трюфель (T. aestivum); 6 — итальянский трюфель (T. magnatum); 7 — белый трюфель (Choiromyces meandriformis); 8 — африканский трюфель (Terfezia leonis).

и точечными углублениями на поверхности, красновато- или буровато-черного цвета, размером от грецкого ореха до среднего яблока. Мякоть их красноватая, в зрелости фиолетово-черная или буро-красная, пронизанная черными и белыми жилками с красной каймой. Сумки содержат 4—6 черно-бурых аскоспор, орнаментированных острыми шипами (рис. 134). Этот трюфель созревает осенью, и собирают его до самой зимы. Плодовые тела его пользуются наибольшим спросом и обладают стойким, сильным ароматом. В больших количествах собирают настоящий черный трюфель в Южной Франции; кроме того, встречается он в Швейцарии и Северной Италии и очень редко в южных районах ФРГ (Баден-Вюртемберг).

Более распространены территориально и потому чаще используются в пищу зимний и летний трюфели. Плодовые тела *зимнего трюфеля* (Tuber brumale) различны, от неправильно округлых до почти круглых. Перидий покрыт многоугольными, но более мелкими, чем у предшествующего вида, бородавками. Снаружи он вначале красновато-фиолетовый, потом совсем черный. Мясо пепельно-серое, с многочисленными белыми мраморными прожилками. Сумки с 4—6 овальными темными аскоспорами, покрытыми длинными и толстыми шипиками (рис. 134). Запах зимнего трюфеля менее аро-

матичен, чем у настоящего французского, и потому он менее ценится. Созревает этот гриб с ноября до февраля—марта. Собирают его зимой (отсюда его наименование). Этот трюфель широко распространен во Франции, Италии и Швейцарии, а также в СССР (па Украине).

Летний трюфель (Tuber aestivum) имеет довольно крупные плодовые тела, достигающие размеров куриного яйца, неправильно округлой формы (табл. 26). Перидий покрыт крупными, полиэдрическими, твердыми, слегка полосатыми бородавками черно-бурого цвета. Тело его желтовато-белое, при нагревании светло-бурое или шоколадное. Оно пронизано большим числом плотных буроватых и беловатых жилок, образующих мраморный рисунок и уменьшающих нежный вкус гриба. Сумки с 4—6 аскоспорами, овальными и покрытыми крупно-сетчатой оболочкой (рис. 134). По аромату гриб напоминает пивные дрожжи, однако запах его слабый и при приготовлении пищи исчезает. Плодовые тела растут неглубоко (около поверхности земли), иногда даже в листве под дубами, буками, березами, соснами, орешниками и особенно под грабами на глинисто-известковой почве. Созревает гриб уже в июле. Встречается он на юге Западной Европы, а также в южных районах Польши, на Украине, по Черноморскому побережью Кавказа.

Другая группа трюфелей, использующихся в пищу,— белые трюфели. Это в первую очередь *итальянский*, или *пьемонтский*, *трюфель* (Tuber magnatum). Плодовые тела его угловато-округлые, сплюснутые, с заметно выдающимся основанием и вдавленные сверху, так что по форме несколько напоминают репу. Поверхность их совершенно гладкая, беловато-желтая, в зрелости охряно-бурая. Тело с нежными жилками, рыхлое, губчатое, сначала белое, затем желтоватое или красно-бурое, иногда почти розово- или рубиново-красное, с чесночным или сырным запахом. Плодовые тела достигают 10 *см* в диаметре и 700 *г* массой. Созревает гриб в конце июля. Собирают его до поздней осени. Распространен этот трюфель в основном в Италии (Пьемонт) и во Франции (департамент Рона). Встречается он даже вне лесов — под ивами и тополями, а иногда и на полях.

Белый трюфель (Choiromyces meandriformis) — один из наиболее распространенных видов трюфелей. (табл. 26).

Плодовые тела белого трюфеля имеют неправильно сплюснутую или округлую форму, с волокнистой желтоватой или бурой поверхностью, становящейся со временем войлочной (табл. 26). Тело равномерно белое, мучнистое, как у картофеля, со временем становится мраморное, с прожилками, окруженными бесцветными ободками, в зрелом состоянии желтовато-бурое. Сумки удлиненно-мешковидные, с восемью шаровидными спорами, орнаментированными тупыми шипиками (рис. 134).

Белый трюфель широко распространен в Западной Европе, а также в нашей стране (на Украине, в Тульской, Орловской, Смоленской, Владимирской, Московской областях, в Среднем Поволжье). В северных областях он растет на песчаной и глинистой почве, в сосновых лесах, а также в лиственных (среди берез, осин), но наиболее ценные, высококачественные трюфели растут в орешнике. Раньше этот трюфель в больших количествах добывали в окрестностях Загорска и Александрова, причем урожай их совпадал с урожаем белых грибов.

Собирают белые трюфели с августа по ноябрь. У трюфелей, собранных в более позднее время, плодовые тела крупнее и качество лучше.

Наконец, следует отметить *африканский трюфель* (Terfezia leonis), широко распространенный в Северной Африке, на Ближнем Востоке. Иногда он встречается в некоторых средиземноморских странах Европы, в том числе на юге Франции. Этот трюфель находится в симбиозе с растениями из родов *ладанник* (Cistus) и *солнцецвет* (Helianthemum). Плодовые тела его неправильно округлой формы, беловато-желтого или различной степени бурого цвета, с гифами мицелия у основания (табл. 26). Плодовое тело бывает размером с апельсин. Содержимое его светлое, мучнистое, при созревании мягкое, влажное, с белыми жилками и круглыми бурыми пятнами. Сумки расположены беспорядочно, мешковидные, с восемью яйцевидными или шаровидными спорами (рис. 134).

Африканский трюфель значительно ниже по качеству, чем настоящий французский. Однако плодовые тела этого трюфеля играют определенную роль в питании местного населения.

Великолепный аромат и нежный вкус настоящего черноспорового трюфеля определяют постоянный и широкий спрос на эти грибы. Однако в силу симбиотического характера жизни трюфелей искусственное выращивание их по примеру шампиньонов не удается. Только лишь в Южной Франции и в Италии применяют так называемый «непрямой» способ выращивания промышленного трюфеля, для чего создают искусственные трюфельные плантации. Берут желуди, предпочтительно из дубового леса, где произрастают трюфели, высевают их на подходящей почве, в гнезда вносят почву, взятую с трюфельников и содержащую споры и мицелий грибов. Через 10—12 лет под дубками появляются первые трюфели. Сбор плодовых тел можно проводить ежегодно, при условии постоянного прореживания посадок. Гнезда трюфелей отме-

чаются высохшей травой и несколько приподнятой землей, напоминая кротовины.

Массовый сбор трюфелей во Франции производят с помощью дрессированных собак и свиней. Свиньи ловко отыскивают их в силу своей природы, чтобы съесть эти грибы. Животных привлекает запах трюфелей, и они способны учуять их на расстоянии до 20 *м*. Для дрессировки берут 3—4-месячных самок и используют их до 12—15-летнего возраста. Когда свинья найдет трюфели и начинает рыть землю, ее ударяют по рылу короткой палкой, отгоняют и выкапывают плодовые тела. В награду же дают свинье вареные бобы, горох или кукурузу. Однако свинья довольно быстро устает, и работа с ней прекращается. Если грибы растут на легкой, песчаной почве и гнезда разбросаны на большом расстоянии, то более целесообразно использовать собак, которые к тому же меньше устают и могут обежать большую территорию. Использование собак для поиска трюфелей известно в Италии уже с XV в. Можно использовать собак любой породы, но лучшими оказываются коротконогие — пудели, дворняжки. Охотничьи собаки к поиску трюфелей непригодны. До 60-х годов прошлого столетия под Москвой для сбора трюфелей использовали дрессированных медведей.

Для дрессировки собак отбирают самок, которых приучают к трюфелям еще щенками. Сначала их поят молоком, к которому прибавляют отвар трюфелей, затем дают хлеб с добавлением трюфелей. Когда щенки подрастут, их дрессируют вначале в комнате, пряча натертые грибами деревяшки. Нашедший их щенок получает еду. Затем дрессировкой занимаются во дворе, в саду и, наконец, в лесу. Собака легко привыкает к такой охоте. Она обнюхивает землю и, найдя трюфели, лает.

Жители французских провинций Перигора и Воклюз практикуют так называемую охоту «на мух», основанную на том, что мухи некоторых видов (трюфельные мухи — Helomyza gigantea, H. pallida, H. ustullata, H. tuberivora) откладывают яйца в почву около трюфелей. Их личинки питаются тканями этих грибов. Таким образом, лет этих насекомых указывает на присутствие трюфелей.

В нашей стране встречаются такие трюфеля, как *кавказский* (Terfezia transcaucasica), известный у местного населения под наименованием «томбалан» и распространенный в Азербайджане на Апшеронском полуострове, в Нагорном Карабахе, в долине реки Аракс и в Средней Азии. В тех же районах растет *степной трюфель* (Terfezia boudieri).

Летний трюфель (Tuber aestivum), называемый в нашей стране русским, растет по дубовым и буковым лесам Украины, на Черноморском побережье Кавказа и в окрестностях Кировабада. Кроме отмеченных съедобных трюфелей, в Подмосковье встречается также гриб *гиднотрия Тюляна* (Hydnotrya tulasnei) — вид, не имеющий практического значения. Настоящий *черный трюфель* (Tuber melanosporum) в нашей стране не растет. Промышленный сбор и выращивание трюфелей у нас также не практикуются. Их собирают и используют в пищу только лишь местные жители.

ПОРЯДОК ЛАБУЛЬБЕНИЕВЫЕ (LABOULBENIALES)

Особое положение среди эуаскомицетов занимает порядок лабульбениевых. Эта группа грибов чрезвычайно обширна и представляет большой интерес в биологическом отношении. Лабульбениевые интересны как пример высокоспециализированных облигатных паразитов наружного скелета насекомых и клещей. Как настоящие паразиты, эти грибы зависят от жизни хозяина: со смертью хозяина погибает и гриб. Лабульбениевые паразиты насекомых были впервые обнаружены энтомологом Лабульбеном в 1852 г., а годом позже Робин предложил для этих грибов родовое название *лабульбения* (Laboulbenia) в честь открывшего их ученого.

Лабульбениевые грибы образуют на теле живых насекомых мелкие щетинки или пучки волосков (около 1 *мм*), почти невидимые невооруженным глазом, выступающие с определенных участков поверхности хитинизированных покровов в виде бархатистых волосков. Некоторые виды лабульбениевых грибов показаны на рисунке 135. Привлекает внимание чрезвычайное разнообразие их внешней формы.

Необычный вид грибов привел к тому, что их принимали за особые ненормальные структуры на теле насекомых или относили к неизвестным растительным паразитам.

В порядок лабульбениевых входит до 1500 видов грибов, относящихся к 150 родам и 3 семействам. Такое количество видов делает этот порядок одним из самых больших в группе пиреномицетов класса сумчатых грибов.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Лабульбениевые грибы широко распространены по всему миру, но преимущественно в условиях тропиков и субтропиков.

Данные о распространении этих грибов в нашей стране малочисленны. Они обнаружены в Латвии, Львовской области и на Кавказе.

Первые сообщения, касающиеся круга хозяев лабульбениевых грибов, относились к жестко-

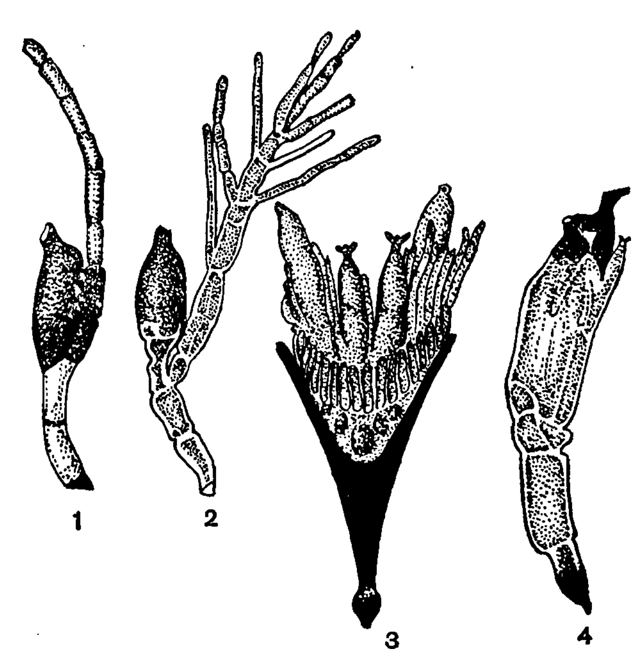


Рис. 135. Лабульбениевые:

1 — лабульбения обыкновенная (Laboulbenia vulgaris); *2* — сантаромицес пермаскулюс (Santharomyces permasculus); *3* — дихомицес (Dichomyces); *4* — хитономицес атрикорнис (Chitonomyces atricornis).

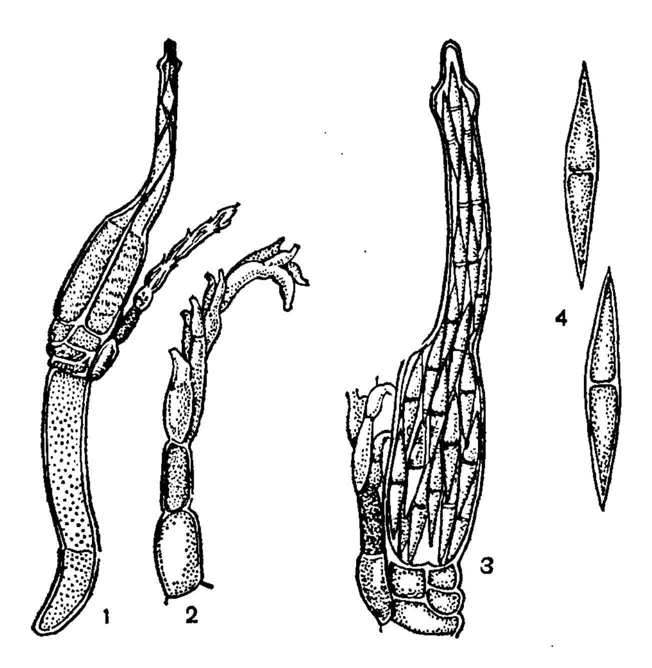


Рис. 136. Стигматомицес лимнофоры (Stigmatomyces limnoforae):

1 — зрелая особь с хорошо дифференцированными перитециями, рецептакулем, каналом и антеридиальным придатком; *2* — антеридиальный придаток; *3* — основание и канал перитеция, заполненные аскоспорами; *4* — аскоспоры.

крылым, но в дальнейшем их находили на представителях двукрылых, сетчатокрылых, прямокрылых, термитов, перепончатокрылых, пухоедов, а также на паукообразных (клещи). Грибы широко распространенного рода *лабульбения* часто обнаруживают на жужелицах (Bembidion) или на жуках-бомбардирах (Brachinus). Грибы рода *стигматомицес* (Stigmatomyces) часто паразитируют на различных мухах, в том числе на комнатной мухе (рис. 135).

Специфичность лабульбениевых грибов для определенных хозяев и еще более ярко выраженная позиционная специфичность, т. е. постоянство прикрепления гриба к определенной точке наружного скелета насекомых, давно интересовали многих биологов. Причины такой специфичности для большинства видов остаются невыясненными.

Некоторые из лабульбениевых грибов были найдены только на насекомом одного вида, другие встречаются на близкородственных видах внутри одного рода.

Многие грибы из рода *рихия* (Richia) найдены не только на жуках, но также на клещах, которые поражают этих насекомых. Один вид лабульбении найден в Бразилии на муравье (Eciton) и на жуке-карапузике, обитающем в гнездах этого муравья, а также на некоторых клещах (Acarina), которые встречаются на жуке-карапузике. Таким образом, имеются узкоспециализированные грибы в отношении хозяев и виды, способные заражать насекомых разных отрядов и даже паукообразных, находящихся с ними в одном биоценозе.

Кроме видовой специфичности, чрезвычайный интерес представляет упомянутая выше специфичность положения, занимаемого грибами на теле хозяина. Некоторые из лабульбениевых грибов иногда очень постоянны к расположению в определенных местах для роста и развития. Например, грибы рода *хитономицес* (Chitonomyces), особенно встречающиеся на жуках-вертячках и жуках-плавунцах, настолько приурочены к определенным участкам поверхности тела хозяина, что только на основании этого признака может быть сделано определение грибов с удивительной точностью.

До сих пор является загадкой, почему один вид гриба поселяется всегда на спинной поверхности хозяина, а не на брюшной или только на одних правых передних ногах. Некоторые полагают, что такая специфичность может быть объяснена особыми «вкусами» или пищевыми потребностями. Т э к с т е р был склонен видеть причину такой точной локализации грибов в поведении хозяина, в частности в постоянно повторяющихся движениях хозяина, которые способствуют заражению.

Перенос спор может осуществляться при акте спаривания, тем более что споры некоторых видов грибов выходят из перитеция только при надавливании.

Исследования американского ученого Бенджамена открыли еще одну загадку этих грибов. Многие виды не только проявляют специфичность в отношении места прикрепления, но и являются специфичными для пола хозяина, на котором они поселяются.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Проросший из споры организм никогда не достигает значительного мицелиального развития, характерного для других групп грибов. Зрелый индивидуум состоит из малого и определенного количества клеток, составляющих рецептакл, прикрепленный у своего основания к телу хозяина и называющийся ножкой; придатки, которые возникают из рецептакла; женские репродуктивные структуры, которые происходят из клетки рецептакла; мужские репродуктивные структуры, образующиеся из рецептакла или на придатках (рис. 136). При этой относительной простоте организации поражает значительное разнообразие структур у грибов внутри этого порядка.

Некоторые роды характеризуются рецептаклом, состоящим только из двух клеток; в представителях других родов он может быть построен из большого количества клеток. Для родов *зодиомицес* (Zodiomyces), *эузодиомицес* (Euzodiomyces) и некоторых других характерно развитие клеток рецептакла во многих планах, дающее массивную структуру, тогда как у видов грибов родов *филариомицес* (Filariomyces) и *энартромицес* (Enarthromyces) образуется нитчатый рецептакл за счет деления его клеток в одном направлении. Ножка обычно темная; ею тело гриба прикрепляется к покровам насекомого-хозяина.

У некоторых грибов из базальной клетки рецептакла может вырастать корневидный вырост — ризоид, проходящий через кутикулу хозяина и иногда достигающий гиподермы. Такие виды обычно находятся у насекомых с мягкими покровами.

Придатки значительно варьируют, от простых до сильно ветвистых. Одни придатки несут антеридии, другие остаются стерильными. Мужские репродуктивные органы — трех основных типов, причем все они продуцируют мелкие неподвижные спермации. В одном типе спермации образуются из клеток придатков экзогенно, наподобие конидиеобразования. В двух других типах спермации образуются в антеридиях эндогенно. При этом в одном случае антеридии простого типа, в другом — сложные. Тип структуры, продуцирующей мужскую клетку, принят за основной признак для деления этого порядка, как уже указывалось выше, на три семейства.

Споры образуются в сумках. Споры однотипны по форме и размерам. Они прозрачны, форма их веретеновидная или игольчатая (рис. 136). Чаще спора разделена на две неравные клетки. Содержимое споры представляет зернистую цитоплазму. Спора почти всегда окружена студенистой оболочкой, которая служит ей защитным покровом и помогает прикрепляться к насекомому-хозяину. Прорастание споры начинается с изменения ее нижнего конца в орган прикрепления — ножку.

Грибы, образующие ризоидные структуры из базальной клетки рецептакла, способны всасывать питательные вещества из живых тканей насекомого под наружным скелетом, к которому они прикреплены.

Описаны три типа специальных приспособлений (гаусторий) у грибов, проникающих в кутикулу и гиподерму таракана. Проникновение через кутикулу осуществляется не только под механическим давлением, но и под действием ферментов.

Нимфы тараканов освобождаются от заражения при линьке, но взрослые тараканы сохраняют инфекцию до конца своих дней. Для тех грибов, у которых специальных структур не обнаружено и для которых ножка служит только для прикрепления особи к кутикуле, по предположению Тэкстера, всасывание питательных веществ осуществляется через оболочку ножки. Интересно, что эти грибы в остальных своих частях покрыты почти непроницаемой оболочкой даже для таких легко проникающих веществ, как фиксирующие жидкости, что делает впитывание через поверхность почти невозможным.

Узкую специализацию грибов в отношении немногих определенных хозяев и мест прикрепления к кутикуле связывают с паразитизмом, основанным на особых пищевых потребностях.

Другие авторы считают возможным питание лабульбениевых грибов непосредственно за счет воскового налета, покрывающего тело всех насекомых и выделяющегося в жидком состоянии.

Особый интерес представляет вопрос об искусственном культивировании этих грибов. До сих пор ни один гриб этого порядка не был выращен в искусственной культуре. Однако, поскольку доказано, что споры грибов нескольких видов все-таки прорастают без контакта с хозяином, возможность культивирования их не исключена. Известное значение при этом имеет способность спор этих грибов выживать в почве в течение нескольких недель без потери инфекционности. Культивирование этих грибов поможет решить неясные вопросы их биологии.

ПОДКЛАСС АСКОЛОКУЛЯРНЫЕ, ИЛИ ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЫ (LOCULOASCOMYCETIDAE)

Асколокулярные грибы отличаются от других аскомицетов тем, что сумки у них развиваются не в типичных перитециях, а в стромоподобных образованиях, называемых аскостромами или псевдотециями. Формирование сумок у них происходит среди ткани плодовых тел в полостях (локулах), которые возникают частично за счет разрушения внутренней псевдопаренхимы этой стромы, частично за счет вытеснения ее аскогенными гифами и сумками. Вследствие этого каждая сумка располагается в отдельной локуле и отделяется от других остатками так называемой интераскулярной (межсумочной) ткани. Если в плодовом теле развивается значительное количество сумок, то в зрелом состоянии интераскулярная ткань нередко полностью разрушается.

Выделение подкласса асколокулярных грибов, или асколокуломицетов, послужило основой для разработки новых систем сумчатых грибов. В этом подклассе различают 4 типа развития и расположения сумок:

1. Тип «эльсиное». Сумки развиваются поодиночке в локулах, отделенных друг от друга остатками интераскулярной ткани.

2. Тип «псевдосферия». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул. Сумки в локулах отделяются друг от друга нитевидными остатками интераскулярной ткани. При созревании сумок эти остатки в ряде случаев разрушаются.

3. Тип «дотидея». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул. Сумки развиваются пучком — компактной группой, вследствие чего ткань центра полностью разрушается.

4. Тип «плеоспора». Аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул, которые заполнены массой вертикально расположенных гиф, отделяющих сумки друг от друга.

Латрелл установил, что асколокулярные грибы отличаются от других аскомицетов по строению оболочки сумок. У асколокулярных грибов она состоит из двух слоев.

В разделе, посвященном асколокулярным грибам, используются следующие термины:

Псевдотеции — плодовые тела почти шаровидной формы с многочисленными локулами (рис. 137).

Тириотеции — щитовидные уплощенные плодовые тела (рис. 137).

Мириотеции — подушковидные тела с многими локулами, расположенными в беспорядке (рис. 138).

Гистеротеции — вытянутые в длину плодовые тела, открывающиеся при созревании щелью (рис. 138).

Строма — плотное мицелиальное сплетение, в котором образуются локулы, содержащие одну или много сумок.

Псевдопарафизы — остатки межсумочной ткани, которые приобрели нитевидную форму.

Интераскулярная ткань — ткань центра плодового тела, располагающаяся между сумками.

ПОРЯДОК МИРИАНГИАЛЬНЫЕ (MYRIANGIALES)

Плодовые тела (мириотеции) представителей этого порядка подушковидные или неправильной формы. У грибов некоторых родов они развиваются в строме. Мириотеции у представителей одних родов плотные, у других желатинозные. В центре плодовых тел образуется несколько полостей (локул), в которых развивается одна сумка со спорами. Как правило, локулы в мириотециях располагаются в беспорядке, однако нередко они развиваются на одном уровне. Сумки видов порядка мириангиальных почти шаровидные или широкояйцевидные, в большинстве случаев сидячие. Споры бесцветные или окрашенные, одноклеточные или с несколькими поперечными перегородками.

Порядок мириангиальных содержит сравнительно небольшое число родов и видов. Большинство их — сапрофиты, произрастающие на отмерших частях цветковых растений, однако есть среди них и паразитные виды. Среди них следует отметить некоторые виды родов *эльсиное* (Elsinoë) и *мириангиум* (Myriangium), которые паразитируют на листьях различных цветковых растений. К числу патогенных относятся также грибы рода *улеомицес* (Uleomyces), паразитирующие на грибах рода *филлахора* (Phyllachora). Мириангиальные грибы распространены преимущественно в субтропических и тропических странах земного шара. В состав этого порядка входят 3 семейства.

СЕМЕЙСТВО МИРИАНГИЕВЫЕ (MYRIANGIACEAE)

Мириотеции представителей этого семейства плотные, достаточно твердые, нередко, однако, желатинозные. Споры с несколькими поперечными, а иногда и с одной продольной перегородкой.

В состав этого семейства входят роды *эльсиное* (Elsinoë), *мириангиум* (Myriangium) и некоторые другие. Большинство видов этих родов произрастает в тропических странах, однако некоторые виды распространены в странах умеренного климата и субтропиках.

Elsinoë veneta имеет строму шириной около 0,3 *мм*, развивающуюся в серых пятнах, окруженных пурпурной каймой. Сумки шаровидные, с сильно утолщенной, особенно на верхнем конце, оболочкой, диаметром до 30 *мкм*.

Гриб развивается на листьях, черешках, побегах, редко на ягодах малины и ежевики. Эта болезнь носит название а н т р а к н о з. На листьях появляются мелкие округлые сероватые пятна, окруженные довольно широкой пурпурной каймой (впоследствии пораженная ткань нередко выпадает). На черешках и стеблях болезнь проявляется в виде серых с пурпурной каймой язвочек. Осенью и зимой пораженная ткань сереет, концы однолетних и двулетних побегов часто опробковевают и отмирают.

Помимо уже описанной сумчатой стадии, в цикл развития гриба входит конидиальная, которая представлена грибом из рода *глеоспорий* (Gloeosporium venetum). Чаще гриб развивается лишь в конидиальной стадии, которая служит для распространения его в период вегетации питающего растения. Зимует гриб, вероятно, в виде мицелия, на котором весной образуются конидии. Развитию их способствует влажная, дождливая погода. Особенно сильно болезнь поражает молодые растения. В результате происходит снижение урожайности, а также понижается устойчивость растения к заболеванию в следующем году.

Для борьбы с антракнозом необходимо собирать и уничтожать растительные остатки, а также обрезать пораженные побеги. Следует тщательно перекапывать почву и применять опрыскивание растворами химикатов (бордоская жидкость, хлористая окись меди и цинеб).

Elsinoë fawsetii отличается от предыдущего гриба формой и размерами сумок и спор. Он паразитирует на листьях, зеленых побегах и плодах цитрусовых. Болезнь, вызываемая им,— п а р ш а (б о р о д а в ч а т о с т ь) — проявляется в виде небольших бородавочек или коростинок, имеющих оранжевую, желтоватую или красноватую окраску. Сильнее всего поражаются апельсины и лимоны, а мандарины, как правило, устойчивы. В результате болезни пораженные листья искривляются и остаются недоразвитыми; побеги тоже искривляются, отстают в росте, часто отмирают. На зараженных плодах образуются бородавки, в результате они плохо развиваются и приобретают уродливую форму.

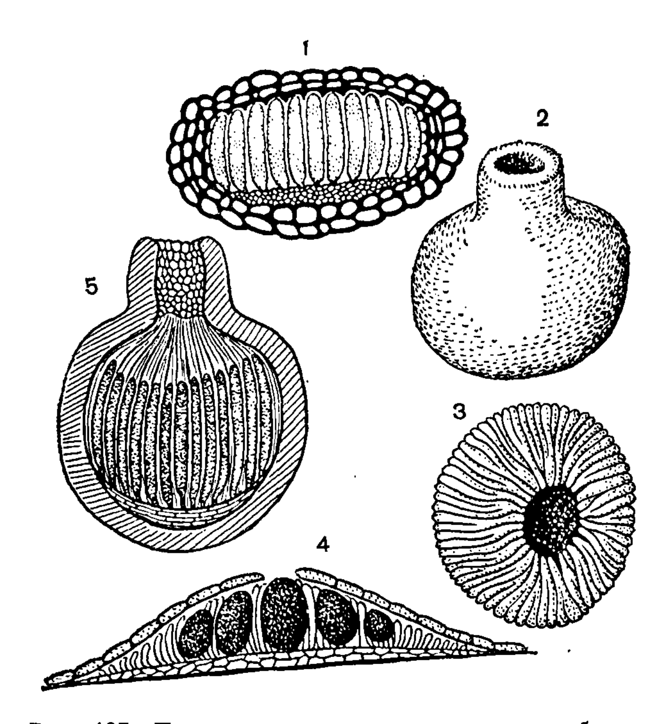


Рис. 137. Плодовые тела асколокулярных грибов: *1, 2, 5* — псевдотеции; *3, 4* — тириотеции.

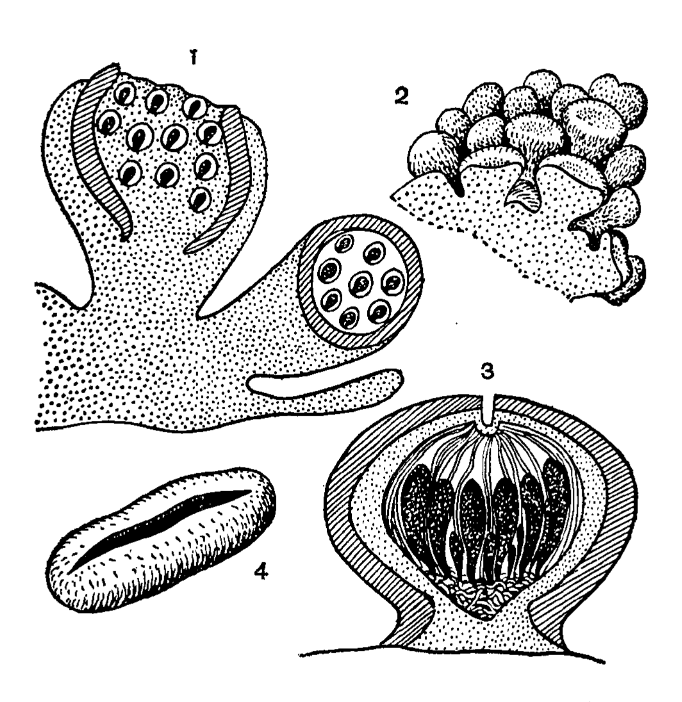


Рис. 138. Плодовые тела асколокулярных грибов: *1, 2* — мириотеции; *3, 4* — гистеротеции.

Возбудитель парши цитрусовых имеет две стадии. Сумчатая стадия (Elsinoë fawsetii) в СССР до сих пор не встречена. Конидиальная стадия (Sphaceloma fawsetii) распространена довольно широко и встречается повсюду, где культивируют лимоны и апельсины. Гриб зимует на пораженных частях растения в виде мицелия. Весной на нем развиваются ложа с конидиями, которые распространяются при помощи дождя, ветра и насекомых.

Меры борьбы с паршой цитрусовых состоят в уборке и уничтожении растительных остатков, на которых сохранился источник инфекции, а также в обрезке и уничтожении пораженных грибом ветвей и побегов. Кроме того, опрыскивают деревья бордоской жидкостью.

Elsinoë ampelina отличается от описанных ранее представителей рода *эльсиное* (Elsinoë) формой и величиной сумок и спор.

Помимо сумчатой стадии (E. ampelina), в цикл развития этого гриба входят конидиальные стадии, представленные несовершенными грибами — Gloeosporium ampelophagum и Phoma ampelina.

Особое значение в распространении гриба имеет конидиальная стадия (Gloeosporium ampelophagum). Болезнь развивается на листьях, побегах, соцветиях и ягодах винограда. В результате поражения на листьях и побегах образуются бурые угловатые пятна, окруженные черной каймой и часто сливающиеся. Пораженные места листьев впоследствии выпадают. На побегах пятна вдавливаются и приобретают вид неглубоких язвочек. На пораженных плодах пятна округлые, вдавленные. Зараженные ягоды не вызревают и опадают.

Гриб зимует в виде мицелия, склероциев и пикнид гриба Phoma ampelina. Споры этого гриба служат источником весеннего заражения. Что касается сумчатой стадии (Elsinoë ampelina), то она до сих пор в нашей стране не найдена.

Распространение болезни наиболее успешно происходит в дождливый период. Большое значение при этом имеет и температура воздуха (наиболее благоприятная 24—30 °С). Инкубационный период болезни короткий, 3—4 дня, поэтому в течение вегетационного периода гриб может дать до 30 генераций.

Для борьбы с антракнозом винограда рекомендуют уборку растительных остатков, обрезку пораженных ветвей и побегов, а также опрыскивание растений бордоской жидкостью.

У Myriangium duriaei (род *мириангиум*) строма шириной до 5 *мм*, с уплощенным основанием; наружный слой ткани стромы черный, внутренняя ткань белая. Сумки гриба почти шаровидные, диаметром до 50 *мкм*. Гриб поражает насекомых, живущих под корой ясеня.

СЕМЕЙСТВО АТИХИЕВЫЕ (ATICHIACEAE)

Мириотеции представителей этого семейства желатинозные, споры с одной поперечной перегородкой. Характерными представителями семейства являются грибы рода *атихиа* (Atichia). Большинство их встречается в субтропических и тропических странах, однако некоторые произрастают в странах умеренного климата. Примером может служить Atichia milleardetii. Он распространен в тропических странах земного шара, где встречается на живых листьях различных древесных и кустарниковых растений. Его мириотеции имеют многочисленные отростки различной величины. Сумки развиваются среди ткани плодового тела и отделены друг от друга прослойками интераскулярной ткани; по форме они почти яйцевидные или короткобулавовидные. Спор 2—8.

СЕМЕЙСТВО ПИЕДРАЙЕВЫЕ (PIEDRAIACEAE)

Плодовые тела грибов этого семейства — мириотеции. Споры одноклеточные с двумя волосовидными придатками. Характерные представители семейства — грибы рода *пиедрайа* (Piedraia), встречающиеся в тропических странах земного шара. Один из этих видов — Piedraia hortis — вызывает поражение волос человека.

ПОРЯДОК КАПНОДИАЛЬНЫЕ (CAPNODIALES)

Грибы этого порядка вызывают явление черни, которая образует черный налет мицелия на листьях и стеблях растений. Капнодиальные грибы развиваются за счет выделений тлей и поэтому не являются паразитами растений, на которых они живут. Однако черный налет мицелия вызывает уменьшение фотосинтетической деятельности соответствующих высших растений. Большинство представителей порядка капнодиальных произрастает в странах теплого климата. В умеренной зоне земного шара встречаются лишь некоторые грибы, относящиеся к роду *капнодиум* (Capnodium).

Плодовые тела капнодиальных грибов развиваются на поверхности листьев и стеблей растений среди плотного мицелиального сплетения. Отдельные плодовые тела грибов шаровидные, подушковидные или в виде щитка. Сумки одиночные или очень немногочисленные, почти шаровидные или широкобулавовидные, на верхнем конце с сильно утолщенной оболочкой; сумки в локулах отделены друг от друга хорошо сохраняющимися остатками интераскулярной ткани. Споры с несколькими попереч-

ными, а иногда и с продольными перегородками, бесцветные или бурые, нередко окруженные слизистым чехлом.

В цикл развития некоторых видов порядка капнодиальных входят несовершенные стадии.

Рассматриваемый порядок подразделяют на семейства.

СЕМЕЙСТВО МЕЛИОЛЕВЫЕ (MELIOLACEAE)

Плодовые тела почти шаровидные. Мицелий черно-бурый, нередко со щетинками. Споры с 3—5 поперечными перегородками, бурые.

В семейство мелиолевых входит несколько родов, из которых интересен *мелиола* (Meliola). Он наиболее богат по видовому составу, объединяет около 130 видов.

У грибов этого рода мицелий астериноидный, темно-бурый, развивающийся на поверхности живых листьев, реже стеблей и ветвей высших растений. Плодовые тела кожистые, шаровидные, черно-бурые. Сумки почти шаровидные или яйцевидные, реже булавовидные.

Большинство грибов рода мелиола произрастает в тропических районах Южной Америки, однако 2 вида — M. niessleana и M. nidulans — встречаются в Европе, в странах с умеренным климатом.

Клейстотеции Meliola nidulans развиваются среди поверхностного темно-бурого мицелия. Они почти шаровидные, черные, со щетинками. Сумки гриба почти яйцевидные. Спор 2—4.

Этот гриб довольно широко распространен в южных районах нашей страны. Развивается он на живых листьях различных видов свидины, брусники, голубики и черники.

СЕМЕЙСТВО ХЕТОТИРИЕВЫЕ (CHAETOTHYRIACEAE)

Псевдотеции шаровидные или подушковидные, с порусом, иногда со щетинками; мицелий светлый, не астериноидный. Споры с 2—4 поперечными перегородками, бесцветные или бурые.

В состав семейства хетотириевых входит несколько родов, из которых отметим *хетотириум* (Chaetothyrium). Грибы данного семейства встречаются преимущественно в тропических странах Южной Америки. Исключение составляет лишь Chaetothyrium babingtonii, развивающийся на живых листьях самшита и рододендрона, распространенный в странах умеренного климата Европы. Мицелий у этого гриба развивается, как правило, на верхней стороне листьев и образует на них небольшие оливковые или черно-бурые налеты. Псевдотеции почти шаровидные, черные, до 200 *мкм* диаметром, с порусом. Сумки многочисленные.

СЕМЕЙСТВО КАПНОДИЕВЫЕ (CAPNODIACEAE)

Псевдотеции шаровидные или подушковидные, с порусом или без него, нередко со щетинками. Мицелий темный, не астериноидный. Споры с 2—4 поперечными перегородками, бесцветные или темно-бурые.

В цикл развития некоторых представителей данного семейства входят конидиальные стадии, образованные различными видами пикнидиальных грибов.

В состав семейства включается несколько родов, из которых наиболее известен род *капнодиум* (Capnodium). Большинство видов данного семейства распространено в субтропических и тропических странах земного шара. В странах умеренного климата произрастают лишь некоторые представители капнодиума, а именно C. salicinum (на иве), C. tiliae (на липе) и др.

Наиболее часто встречается C. salicinum. Псевдотеции этого гриба шаровидные или почти грушевидные, с небольшим сосочковидным устьицем, черные, диаметром до 200 *мкм*. Сумки немногочисленные.

СЕМЕЙСТВО МИКРОТИРИЕВЫЕ (MICROTHYRIACEAE)

Плодовые тела (тириотеции) бурые, в виде плоского щитка, с радиальной структурой и порусом. Мицелий не астериноидный. Споры с одной поперечной перегородкой, бесцветные или бурые.

В состав семейства микротириевых входит несколько родов, из которых рассмотрим род *микротириум* (Microthyrium). Из представителей этого рода в умеренных широтах весьма обычен M. nirro-annulatum, который развивается на стеблях ежи сборной. Тириотеции этого гриба скученные, грязно-бурые, округлые, диаметром до 90 *мкм*, с округлым порусом, окруженные кольцом из более темноокрашенных клеток. Сумки довольно многочисленные.

Из других видов микротириума довольно часто встречаются M. gramineum, M. culmigenum, M. microscopicum (рис. 139).

СЕМЕЙСТВО АСТЕРИНОВЫЕ (ASTERINACEAE)

Плодовые тела подушковидные или в виде щитка, с радиальной структурой, открывающиеся щелью. Мицелий темно-бурый, астериноидный. Споры с одной поперечной перегородкой.

В состав этого семейства входит несколько родов, из них наиболее известен род *астерина* (Asterina). Из представителей этого рода в уме-

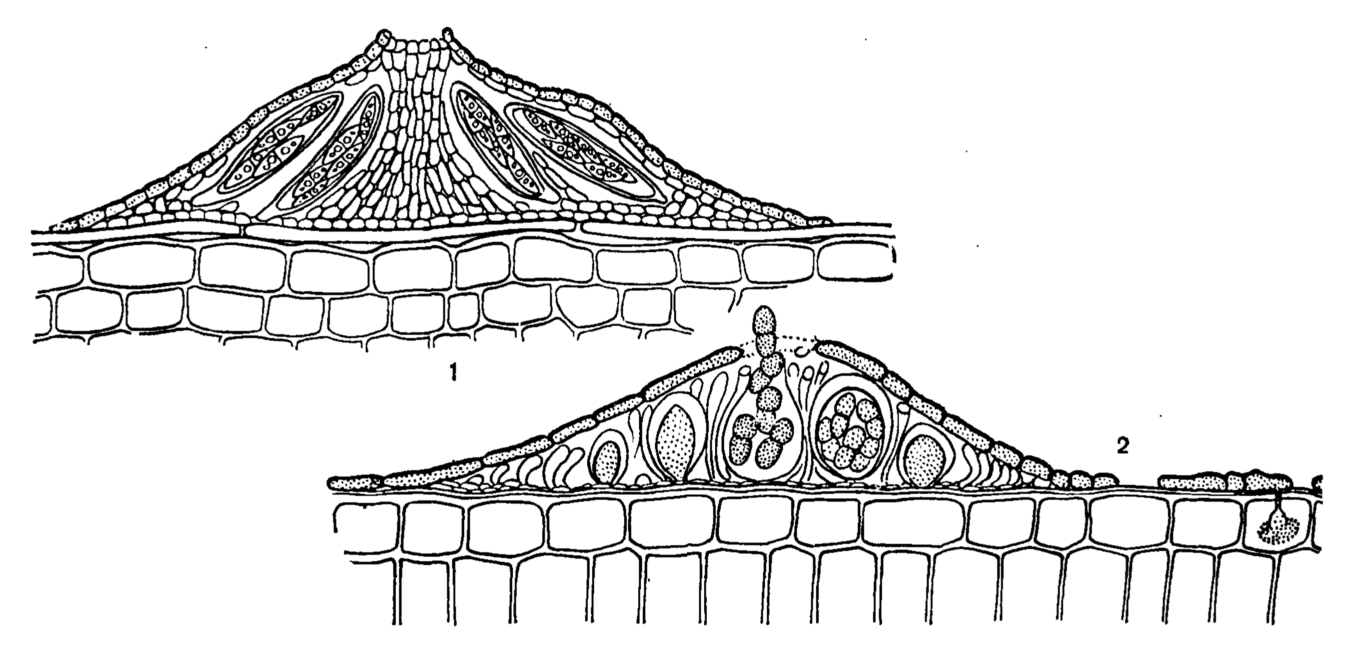


Рис. 139. Микротириевые и астериновые:

1 — микротириум микроскопический (Microthyrium microscopicum) — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; *2* — астерина вероники (Asterina veronicae) — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами.

ренных широтах земного шара довольно часто встречается Asterina veronicae, которая развивается на поверхности листьев вероники лекарственной.

Мицелий этого гриба бурый, поверхностный, образующий темные сетчатые скопления. Тириотеции темно-бурые, округлые, мелкие, с округлым порусом. Сумки почти шаровидные (рис. 139).

ПОРЯДОК ДОТИОРАЛЬНЫЕ (DOTHIORALES)

Псевдотеции подушковидные или в форме корочки, черные, с одной или несколькими локулами. Нередко они срастаются и образуют псевдострому. Псевдопарафизы отсутствуют. Сумки булавовидные, на короткой ножке, с 2—16 спорами. Споры одноклеточные, с одной или несколькими поперечными перегородками, иногда муральные, т. е. с поперечными и продольными перегородками.

В цикл развития некоторых видов данного порядка входит конидиальная стадия, представленная несовершенными грибами из родов *астеромелла* (Asteromella), *дотиорелла* (Dothiorella) и др.

Представители дотиоральных грибов — паразиты и развиваются на живых частях растений-хозяев; другие — сапрофиты и растут на отмерших частях растений.

Большинство видов данного порядка встречается в субтропических и тропических районах земного шара. Многие виды распространены и в странах умеренного климата. Порядок дотиоральных подразделяют на 3 семейства.

СЕМЕЙСТВО БОТРИОСФЕРИЕВЫЕ (BOTRYOSPHAERIACEAE)

Псевдотеции ботриосфериевых грибов одиночные или погруженные в подушковидную псевдострому, черные, почти шаровидные или шаровидно-приплюснутые. Сумки сравнительно многочисленные, булавовидные. Споры бесцветные, с одной поперечной перегородкой.

Наиболее крупными родами, входящими в данное семейство, являются *ботриосферия* (Botryosphaeria) и *гиньярдия* (Guignardia). Эти грибы широко распространены в странах умеренного климата Европы, Азии и Америки.

Из грибов рода *ботриосферия* (Botryosphaeria) можно особо отметить B. dothidea, B. festucae, B. foliolorum. Первый из этих видов развивается на ветвях древесных растений, второй — на отмерших листьях и стеблях различных злаков, третий — на ветвях тиса.

В странах умеренного климата, в частности в Европе, довольно широко распространена B. dothidea. Псевдострома этого гриба имеет вид черных, округлых или эллиптических корочек, шириной до 1,5 *см*. Псевдотеции многочисленные, собранные в небольшие группы, черные, погруженные в бурую ткань стромы, почти шаровидные, диаметром до 250 *мкм*.

Род *гиньярдия* (Guignardia) насчитывает более 100 видов грибов, некоторые из них — серьезные паразиты высших растений. Из видов, широко распространенных в странах умеренного климата Европы, Азии и Америки, можно упомянуть G. carpinea (на отмерших листьях граба), G. angulata (на отмерших листьях барбариса), G. socia (на отмерших листьях лимона), Guignardia alnea (на отмерших листьях ольхи) и др.

Особый интерес представляет Guignardia bidwellii, которая поражает ягоды винограда (черная гниль). Болезнь начинается с появления светло-бурых пятен, окруженных темной каймой. Затем ягоды чернеют или становятся темно-фиолетовыми, сморщиваются и опадают. Кроме плодов, этот гриб поражает и листья, на которых развивается его конидиальная стадия — Phoma uvicola. Осенью на тех же листьях возникают склероции, а весной — сумчатая стадия гриба.

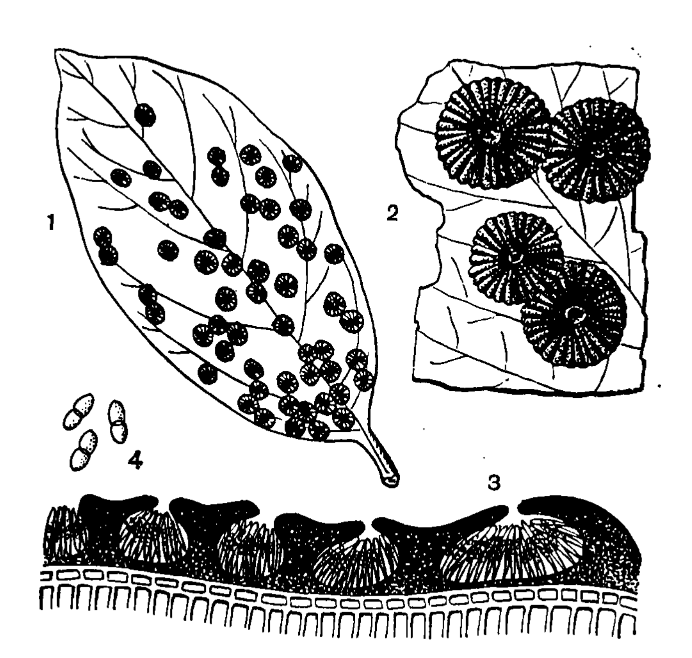


Рис. 140. Пармулярия стиракса (Parmularia stiracis):

1 — лист питающего растения с плодовыми телами; *2* — плодовые тела; *3* — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; *4* — споры.

СЕМЕЙСТВО ДОТИОРОВЫЕ (DOTHIORACEAE)

Псевдотеции дотиоровых погружены в ткань питающего растения. Они черные, подушковидные, округлой формы или в виде корочек. Сумки многочисленные, булавовидные. Споры с несколькими поперечными, а иногда и с продольными перегородками, бесцветные.

В состав этого семейства входят роды *дотиора* (Dothiora), *принггеймиана* (Pringscheimiana), *кейсслерина* (Keisslerina) и др.

Род дотиора объединяет 10 видов, в основном сапрофитов. Наиболее распространен среди них D. sorbi, который развивается на отмерших ветвях рябины. Псевдотеции этого гриба черные, подушковидные.

Представители рода *принггеймиана* отличаются от *дотиора* лишь тем, что сумки у них отходят от сильно выпуклого базального основания, вследствие чего располагаются не параллельно друг другу, а пучком. Из представителей принггеймиана (в составе этого рода около 10 видов) следует упомянуть Pringscheimiana sepincola, развивающегося на отмерших ветвях различных видов роз. У этого гриба псевдотеции развиваются под эпидермисом, почти шаровидные, черные. Сумки собраны в пучок и отходят от сильно выпуклого базального мицелиального сплетения.

Из других родов, входящих в состав семейства дотиоровых, следует упомянуть о роде кейсслерина. Грибы этого рода отличаются от дотиора и принггеймиана тем, что в сумках у них содержится по 16 спор. Характерным представителем рода Keisslerina следует считать K. moravica, у которого черные псевдотеции шириной 200—300 *мкм*, высотой 150—180 *мкм*. Сумки многочисленные, булавовидные, содержащие по 16 спор.

Что касается других родов, входящих в состав семейства дотиоровых, а именно *хариота* (Hariota), *сидовия* (Sydowia) и *лептодотиора* (Leptodothiora), то они отличаются от описанных выше тем, что имеют только поперечные перегородки. У грибов рода хариота имеется только одна поперечная перегородка. У грибов рода сидовия — три; у грибов рода лептодотиора — больше трех.

СЕМЕЙСТВО ПАРМУЛЯРИЕВЫЕ (PARMULARIACEAE)

Плодовые тела (тириотеции) образованы из радиально располагающихся гиф, черные, развивающиеся на поверхности питающего растения.

Представители этого семейства в основном паразиты, встречающиеся в тропических странах земного шара.

В состав рассматриваемого семейства входят роды *пармулярия* (Parmularia), *полициклюс* (Polycyclus) и др.

Наиболее распространены грибы рода пармулярия, произрастающие главным образом в тропических странах Южной Америки. В этом роде 4 вида грибов. Наиболее известен из них Parmularia stiracis, поражающий живые листья растения *стиракс* (Styrax). Строма этого гриба достигает 1,5—5 *мм* ширины и развивается на

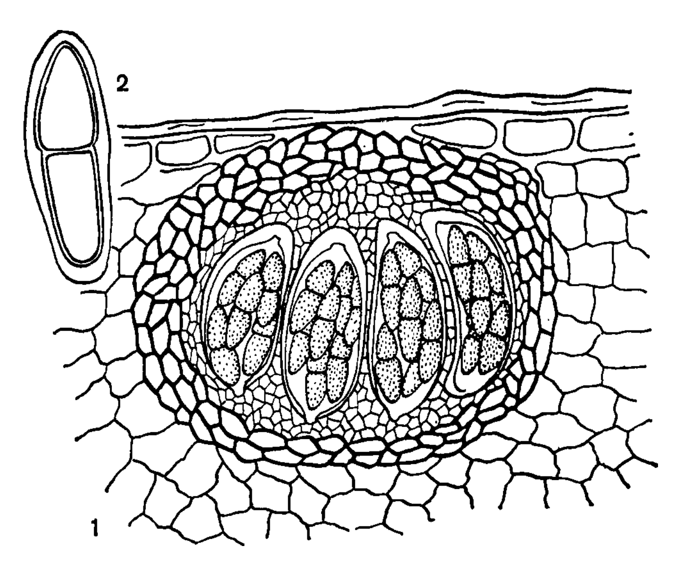


Рис. 141. Монаскострома иннумероза (Monascostroma innumerosa):

1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; *2* — спора.

поверхности листьев. В строме формируются многочисленные локулы, в которых развиваются сумки, окруженные нитевидными псевдопарафизами. Сумки булавовидные. Гриб встречается в тропических странах Южной Америки. Там же обитает и другой гриб этого рода — P. uleana, который поражает листья представителей семейства бромелиевых (Bromelliaceae).

ПОРЯДОК ДОТИДЕАЛЬНЫЕ (DOTHIDEALES)

Псевдотеции представителей этого порядка, как правило, погружены в ткань питающего растения, шаровидные или почти грушевидные, черные, включающие одну или несколько локул. Сумки располагаются в локулах в виде гимениального слоя либо объединены в пучок, как у некоторых представителей рода *микосферелла* (Mycosphaerella). Сумки булавовидные, цилиндрические, почти яйцевидные или почти грушевидные, прямые или согнутые, в нижней части иногда немного вздутые, сидячие или на короткой ножке; в утолщенной на верхнем конце оболочке сумок нередко имеется пора. У многих грибов между сумками сохраняются остатки интераскулярной ткани, имеющей вид тонких нитей, которые называются псевдопарафизами. Спор 8, они эллипсоидальные, короткобулавовидные, веретеновидные, почти яйцевидные или нитевидные, одноклеточные, чаще с одной или несколькими поперечными перегородками, иногда муральные, бесцветные, бурые (разных оттенков) или оливковые.

В цикл развития многих видов порядка Dothideales входит 1 или 2 конидиальные стадии. Наиболее характерны конидиальные спороношения для представителей родов *микосферелла* (Mycosphaerella) и *дидимелла* (Didymella); нередки они также для видов родов *вентурия* (Venturia), *плеоспора* (Pleospora), *лептосферия* (Leptosphaeria), *офиоболус* (Ophiobolus). Более подробно этот вопрос освещен в разделах, где рассматриваются соответствующие представители порядка.

Дотидеальные грибы, как правило, сапрофиты, развивающиеся на отмерших частях различных питающих растений. Немало среди них, однако, и паразитов. Одни из них паразитируют в конидиальной стадии, другие — в сумчатой. Наиболее часто паразитные грибы встречаются в родах дидимелла, микосферелла и вентурия.

Грибы данного порядка встречаются часто в самых разнообразных климатических зонах земного шара.

СЕМЕЙСТВО ПСЕВДОСФЕРИЕВЫЕ (PSEUDOSPHAERIACEAE)

Псевдотеции видов данного семейства мелкие, почти шаровидные, черные, погруженные в ткань питающего растения, без поруса. Сумки малочисленные, развивающиеся в отдельных локулах. Споры бесцветные или буроватые, с несколькими поперечными перегородками, окруженные слизистым чехлом.

Конидиальные стадии у представителей семейства псевдосфериевых отсутствуют. Виды этого семейства относятся в основном к числу сапрофитов.

В этом семействе выделяют 4 рода: *монаскострома* (Monascostroma), *ветштейнина* (Wettsteinina), *лептосферулина* (Leptosphaerulina) и *псевдоплеа* (Pseudoplea).

Род монаскострома представлен одним видом — M. innumerosa, который произрастает в странах умеренного климата Европы и Северной Америки на отмерших стеблях различных видов ситника (рис. 141). Псевдотеции этого гриба вначале развиваются под эпидермисом, впоследствии прорывают его. Они почти шаровидные или шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром 35—50 (100) *мкм*.

Род *ветштейнина* (Wettsteinina) включает 6 видов. Наиболее известна из них Wettsteinina mirabilis, которая нередко встречается в странах умеренного климата Европы, Азии и Северной Америки. Псевдотеции этого гриба диаметром 120—380 *мкм*. Гриб произрастает на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений. Он встречается в различных районах Европы, Азии и Северной Америки. W. gigaspora развивается на от-

мерших стеблях различных травянистых растений. До настоящего времени он был обнаружен только в Европе.

Род *псевдоплеа* (Pseudoplea) насчитывает около 10 видов. Наиболее известными из них являются P. myrtillina (на живых листьях черники) и P. trifolii (на живых листьях различных видов клевера и люцерны). Оба гриба достаточно широко распространены в странах умеренного климата Европы и Азии.

Pseudoplea myrtillina развивается на живых листьях и ветвях питающего растения и вызывает появление бурых пятен, окруженных пурпурной каймой. Псевдотеции бывают до 120 *мкм* в диаметре. Сумки немногочисленные, широкобулавовидные.

СЕМЕЙСТВО ПЛЕОСПОРОВЫЕ (PLEOSPORACEAE)

Псевдотеции плеоспоровых грибов обычно шаровидно-приплюснутые, реже почти шаровидные, черные, с порусом. Сумки их многочисленные, булавовидные, между сумками сохраняются остатки ткани центра плодового тела, которые приобретают нитевидную форму и называются псевдопарафизами. Споры с одной или несколькими поперечными, а иногда и с продольными перегородками. У представителей отдельных родов споры имеют слизистые придатки.

В семейство плеоспоровых входит большое количество родов, среди которых особо следует отметить следующие: *кукурбитария* (Cucurbitaria), *дидимосферия* (Didymosphaeria), *лептосферия* (Leptosphaeria), *офиоболус* (Ophiobolus), *плеоспора* (Pleospora), *пиренофора* (Pyrenophora) и др.

Рассматриваемое семейство является одним из самых крупных среди асколокулярных грибов и даже среди сумчатых грибов вообще. Грибы этого семейства принадлежат к числу самых распространенных аскомицетов. Особенно часто встречаются представители рода лептосферия, офиоболус, плеоспора.

Род *дидимосферия* (Didymosphaeria) объединяет около 100 видов, которые широко распространены в различных географических зонах земного шара. Представители данного рода развиваются на отмерших частях травянистых растений (Didimosphaeria conoidea, D. minuta) и веточках древесных и кустарниковых растений (D. acerina), на лишайниках (рис. 142).

Наиболее распространенный вид — Didymosphaeria diplospora. Этот гриб развивается на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений, особенно часто на малине. Псевдотеции его многочисленные, тесно скученные, срастающиеся и объединенные друг с другом хорошо развитым мицелиальным сплетением. Отдельные плодовые тела черные, шаровидно-приплюснутые, диаметром до 500 *мкм*, с хорошо выраженным порусом.

Некоторые представители рода дидимосферия имеют конидиальную стадию, однако выявлена она лишь у очень немногих видов. В частности,

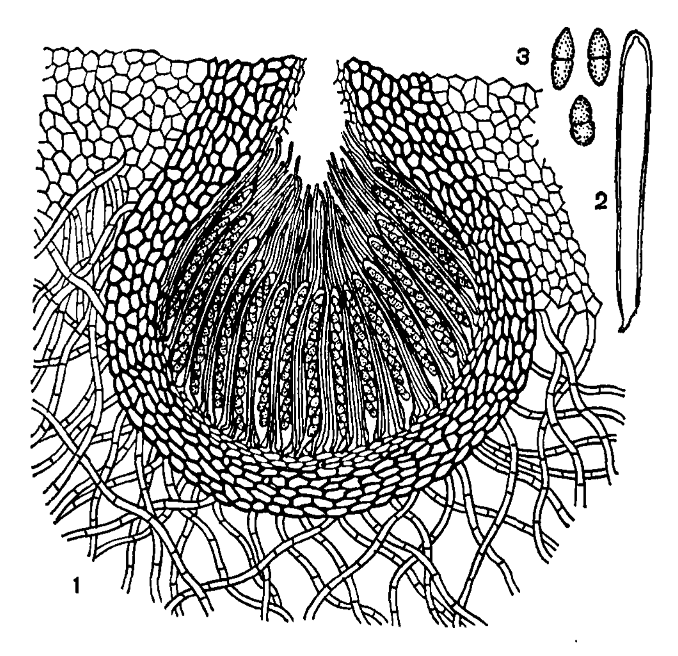


Рис. 142. Дидимосферия (Didymosphaeria peltigerae):

1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; *2* — сумка; *3* — споры.

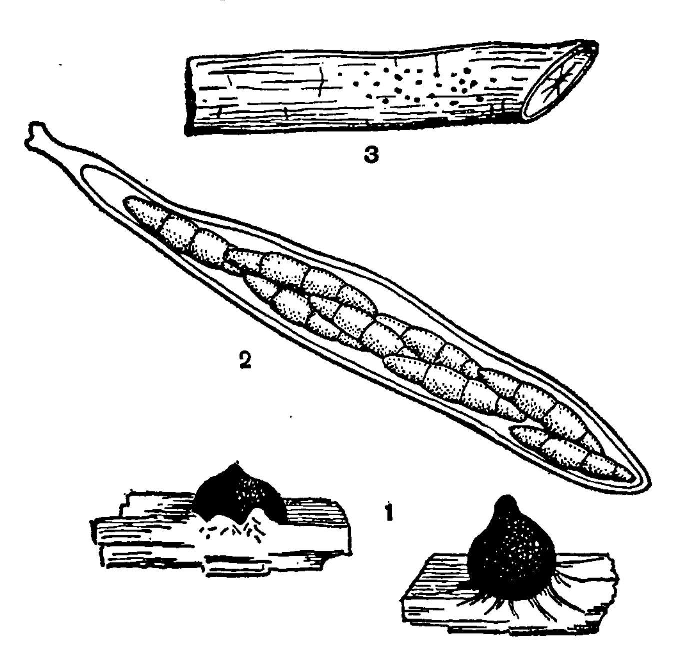


Рис. 143. Лептосферия (Leptosphaeria vagabunda):

1 — псевдотеции; *2* — сумка со спорами; *3* — стебель питающего растения с псевдотециями.

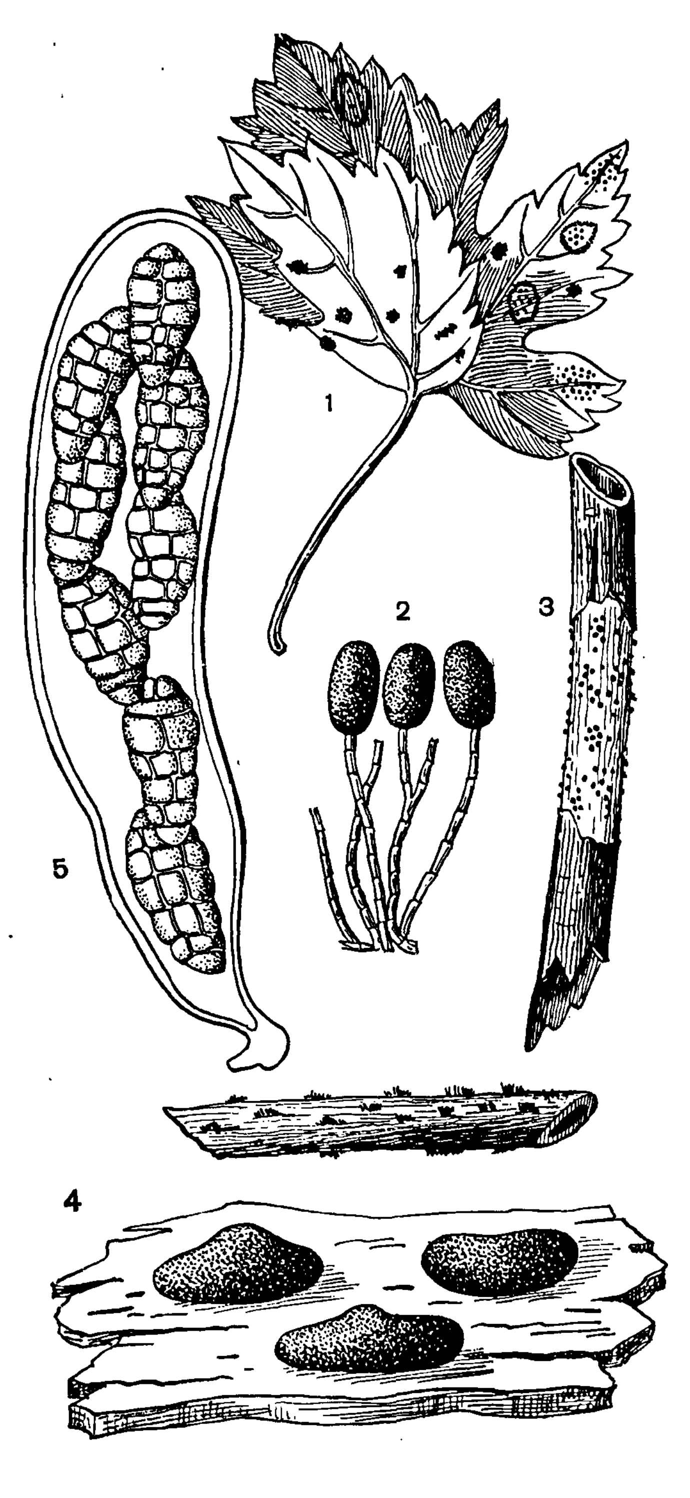


Рис. 144. Плеоспора травяная (Pleospora herbarum):

1 — лист питающего растения, пораженный грибом в конидиальной стадии; *2* — конидиеносцы с конидиями гриба; *3* — стебель питающего растения с плодовыми телами гриба в сумчатой стадии; *4* — псевдотеции; *5* — сумка со спорами.

установлено, что в цикл развития этого гриба входит Diplodia rubi.

Все грибы рода дидимосферия — сапрофиты, способствующие разложению растительных остатков.

Род *лептосферия* (Leptosphaeria) насчитывает около 200 видов. Подавляющее большинство его представителей развиваются на отмерших частях (стеблях и веточках) различных травянистых растений. В результате жизнедеятельности грибов рода лептосферия происходит разложение травянистых остатков. Представители этого рода встречаются в самых разнообразных экосистемах во всех климатических зонах земного шара. В связи с этим они имеют немалое значение в жизни соответствующих растительных сообществ и биогеоценозов в целом, так как способствуют частичной минерализации остатков травянистых растений (рис. 144).

Флора грибов этого рода изучена все еще весьма неполно. Поэтому сделать какие-либо выводы в отношении географии видов лептосферии пока не представляется возможным. Однако можно предполагать, что многие виды данного рода распространены очень широко и встречаются в различных частях Европы, Азии и Северной Америки.

К числу наиболее распространенных относятся следующие виды.

Leptosphaeria acuta — гриб, развивающийся на отмерших стеблях травянистых растений, чаще на стеблях крапивы. Встречается он в различных частях Европы, Азии и Северной Америки; сведений о его распространении в странах южного полушария пока нет, но, очевидно, и там он распространен столь же широко.

Плодовые тела (псевдотеции) у L. acuta многочисленные, располагающиеся группами, нередко довольно тесно скученные, чечевицеподобные, черные.

Leptosphaeria doliolum развивается на отмерших стеблях различных травянистых растений, чаще на стеблях дудника. Этот гриб также широко распространен в различных странах северного полушария.

Псевдотеции L. doliolum обычно более или менее скученные, почти чечевицеподобные.

В цикл развития некоторых представителей рода лептосферия входит конидиальная стадия. Например, несовершенная стадия гриба Leptosphaeria acuta — гриб Phoma acuta; у L. doliolum — Phoma herbarum; у L. vagabunda — Coniothyrium vagabundum.

Род *плеоспора* (Pleospora) объединяет около 450 видов, которые встречаются в разных климатических зонах земного шара. Грибы рода Pleospora развиваются на отмерших частях травянистых (реже древесных) растений и способствуют их частичной или полной минерали-

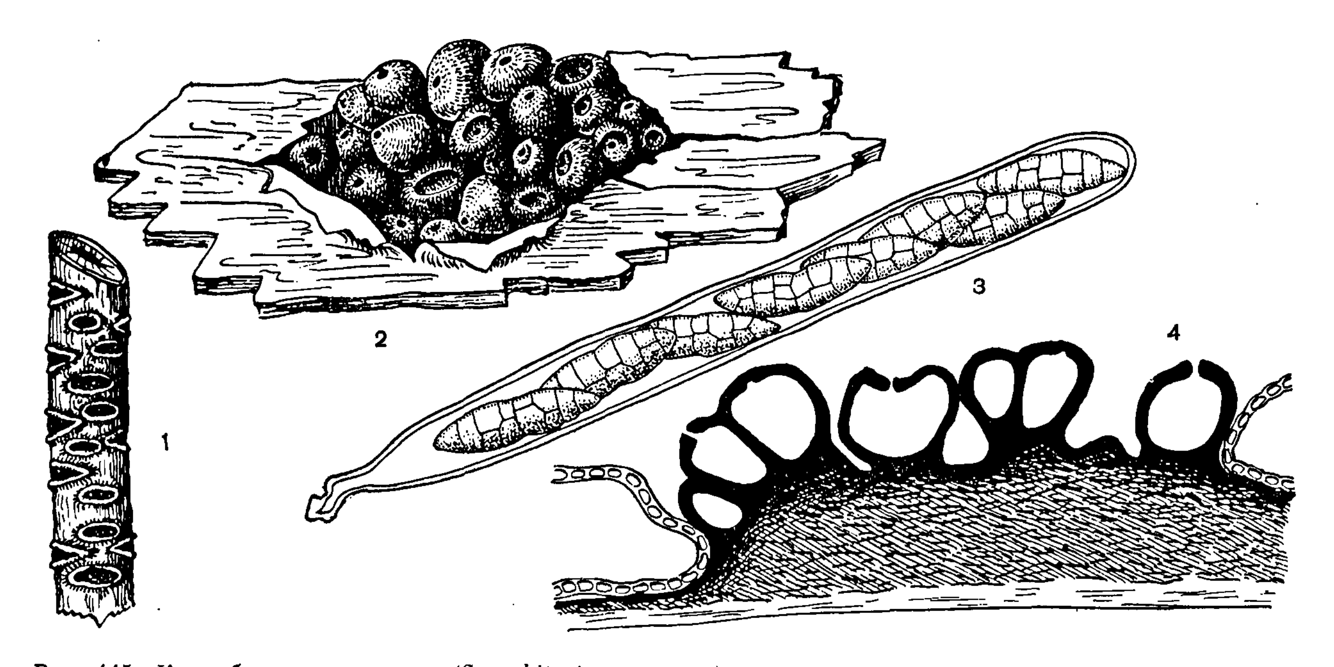


Рис. 145. Кукурбитария караганы (Cucurbitaria caraganae):

1 — ветвь питающего растения с плодовыми телами; *2* — плодовые тела; *3* — сумка со спорами; *4* — поперечный разрез стромы и плодовых тел.

зации. Из представителей этого рода наиболее распространены следующие виды.

Pleospora herbarum (рис. 144) развивается на различных травянистых растениях, чаще на двудольных. Данный гриб встречается в самых различных странах северного полушария. Псевдотеции его чечевицеподобные или шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром до 500 *мкм.*

Pleospora vulgaris обитает на разнообразных травянистых растениях и очень широко распространен в разных частях Европы, Азии и Северной Америки. Псевдотеции его чечевицеподобные, черные, диаметром до 250—400 *мкм.*

В цикл развития некоторых представителей рода плеоспора, помимо сумчатой, входит также конидиальная стадия.

Грибы рода плеоспора очень распространены, поэтому среди аскомицетов этот род в настоящее время изучен лучше других. Это прежде всего относится к его систематике и географическому распространению отдельных видов.

Говорить о географии микроскопических грибов вообще и представителей рассматриваемого рода в частности пока весьма трудно. Причиной этого является недостаточность литературных сведений по данному вопросу, а также скудность гербарного материала. Вообще микологические работы, посвященные фитогеографии аскомицетов, в настоящее время весьма редки. Особую ценность поэтому представляют исследования американского миколога В е м е е р а, хотя они, безусловно, еще предварительны. Вемеер разделил представителей рода плеоспора на следующие фитогеографические группы: субарктические виды; альпийские виды (встречающиеся в высокогорных районах Альп и других горных систем Европы); ближневосточные виды, распространенные в горных районах Балкан и Малой Азии; виды прибрежных районов Тихоокеанского побережья Северной Америки; виды горных районов центральной части Северной Америки, т. е. района Скалистых гор; виды низменных областей.

В отношении специализации виды рода плеоспора (Pleospora) подразделяются на несколько групп.

К первой группе относятся виды, развивающиеся преимущественно на двудольных растениях: Pleospora ambigua, P. chlamydospora и др.

Ко второй — виды, встречающиеся на древесных растениях: Pleospora chamaeropsis, P. laricina.

К третьей — виды, характерные в основном для однодольных растений: Pleospora alismatis, P. gigantea и др. Некоторые из них (P. raetica) приурочены преимущественно к злакам; другие (P. valesiaca) — к осокам; третьи (P. infernalis) — к другим однодольным.

Среди представителей рода Pleospora, развивающихся на однодольных растениях, имеются и более специализированные виды. Например, P. pulchra и P. thurgoviana до сих пор были найдены лишь на видах Typha.

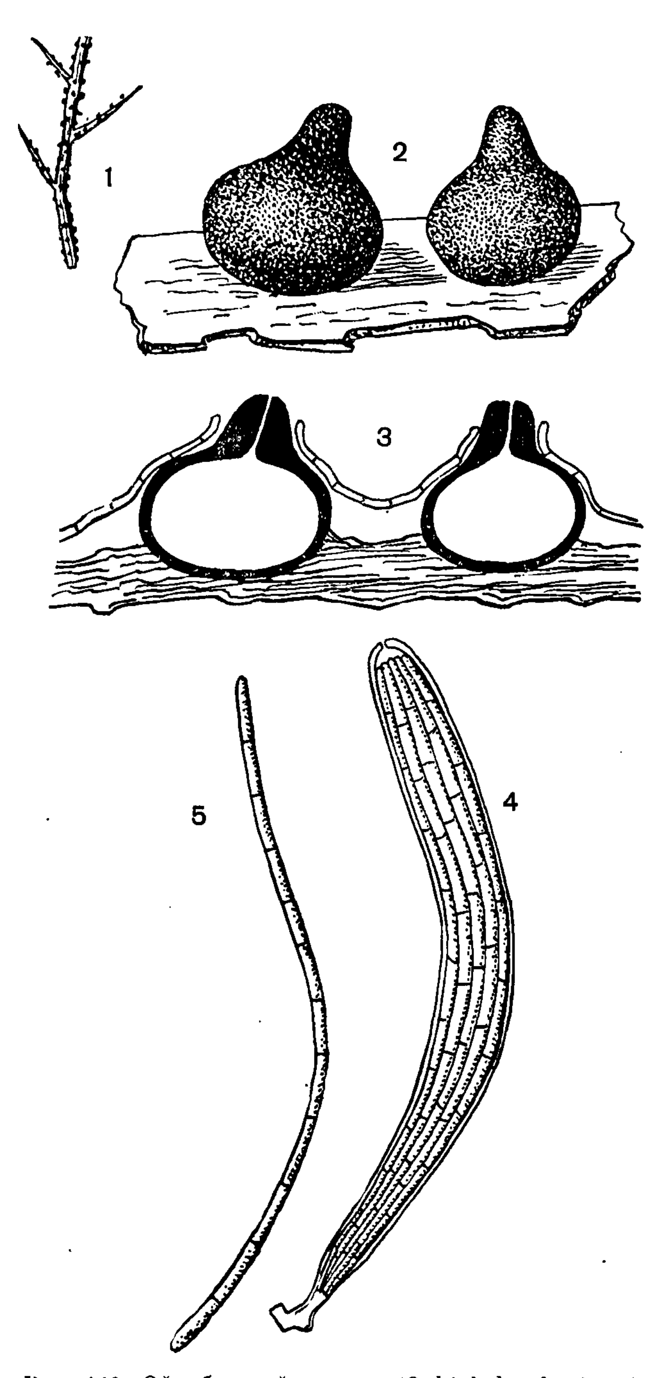


Рис. 146. Офиоболус фрутикум (Ophiobolus fruticum):

1 — стебель питающего растения с плодовыми телами; *2* — плодовые тела; *3* — поперечный разрез плодовых тел; *4* — сумка со спорами; *5* — спора.

К роду плеоспора чрезвычайно близок род *пиренофора* (Pyrenophora), представители которого отличаются от видов первого рода лишь наличием черных или черно-бурых щетинок, которые развиваются на поверхности псевдотециев. В нашей стране распространены Pyrenophora chrysanthemi, P. comata и др.

Некоторые виды рода пиренофора имеют конидиальную стадию. Так, например, установлено, что в цикл развития P. trichostoma входит Helminthosporium sp.

К роду плеоспора весьма близок род *кукурбитария* (Cucurbitaria), который характеризуется тем, что отдельные псевдотеции у его представителей объединены в строму. Наиболее характерны для этого рода виды C. caraganae (на отмерших веточках караганника, рис. 145), C. alongata (на веточках различных акаций), C. occulta (на веточках различных шиповников), C. rhamni (на веточках крушины), C. ribis (на веточках смородины).

В цикл развития некоторых представителей рода Cucurbitaria входят несовершенные стадии.

Грибы рода кукурбитария развиваются на отмерших веточках различных древесных и кустарниковых растений, способствуя их частичной минерализации.

Род *офиоболус* (Ophiobolus) объединяет около 100 видов. Грибы этого рода — сапрофиты, они развиваются на отмерших стеблях и листьях преимущественно травянистых растений; реже — на листьях древесных и кустарниковых растений. Есть среди них и паразиты.

Широко распространенные в нашей стране и в сопредельных странах Европы и Азии грибы рода офиоболус произрастают на травянистых растениях (Ophiobolus fruticum, O. gramunis и др.); на листьях кустарниковых растений обнаружены O. porphyrogonus и O. vulgaris.

Большинство видов рода офиоболус — полифаги, т. е. грибы, малоспецифичные в отношении субстрата, на котором они развиваются. Однако некоторая специализация у них, по-видимому, есть. Такие грибы, как O. graminis, встречаются только на злаках; O. affinis и O. ulnosporus — только на представителях губоцветных растений; O. rudis и O. fruticum — на бобовых (рис. 146).

Некоторые представители этого рода специализированы еще больше. Так, O. erythrosporus до сих пор был обнаружен только на крапиве; O. origani — только на душице.

У целого ряда других видов круг питающих растений, наоборот, очень широк. Например, O. bardanae встречается на различных зонтичных и сложноцветных растениях, а O. rubellus — вообще на самых разнообразных травянистых растениях. В связи с этим O. rubellus, вероятно, является одним из самых распространенных. Этот гриб был найден на представителях 58 родов цветковых растений. Но чаще данный гриб можно найти на ангелике, лопухе, борщевнике. Более того, гриб был зарегистрирован на отмерших листьях некоторых древесных

и кустарниковых пород (хотя последнее обстоятельство, возможно, случайно). O. rubellus был зарегистрирован почти во всех странах Европы, во многих странах Азии, а также в США и Канаде.

Плодовые тела (псевдотеции) O. rubellus обычно более или менее скученные, сильно уплощенные, черные, диаметром 300—350 *мкм*, с хорошо выраженным сосочковидным устьицем.

У некоторых грибов рода офиоболус в цикл развития входят несовершенные стадии. Так, например, конидиальной стадией у Ophiobolus herpotrichus является Acremonium alternatum, у O. rudis — Phoma rudis.

Отдельные представители рассматриваемого рода, например *офиоболус злаковый* (O. graminis),— паразиты, наносят ущерб сельскохозяйственным растениям (табл. 27).

Болезнь, вызываемая офиоболусом злаковым, проявляется в отмирании продуктивных стеблей злаков. Зараженные растения, как правило, слабо кустятся. При раннем заражении зерно вообще не образуется. При более позднем заражении оно становится щуплым. Корни пораженных растений темнеют и загнивают, основание стебля чернеет — на них и развиваются плодовые тела гриба. Гриб из года в год сохраняется на отмерших растительных остатках. Он поражает главным образом пшеницу, однако встречается и на ячмене; из дикорастущих злаков особенно часто паразитирует на пырее.

Для борьбы с данным заболеванием очень эффективны мероприятия, повышающие жизнедеятельность микроорганизмов, которые способствуют разложению растительных остатков и гибели этого гриба: своевременное лущение стерни, зяблевая вспашка, внесение удобрений. Полезно также проводить борьбу с сорняками (особенно с пыреем ползучим), которые служат резерваторами инфекции.

СЕМЕЙСТВО ВЕНТУРИЕВЫЕ (VENTURIACEAE)

Псевдотеции грибов этого семейства черные, шаровидные или шаровидно-приплюснутые, с порусом. Сумки булавовидные, между сумками имеются псевдопарафизы. Споры оливково-бурые или буроватые, изредка почти бесцветные, с одной перегородкой. Многие виды данного семейства имеют конидиальную стадию, которая представлена видами родов *фузикладиум* (Fusicladium) и *спилоцея* (Spilocea).

В семейство вентуриевых входит значительное количество родов. Наиболее распространены из них *стигматея* (Stigmatea) и *вентурия* (Venturia). Грибы этих родов, как и других, входящих в состав семейства, распространены

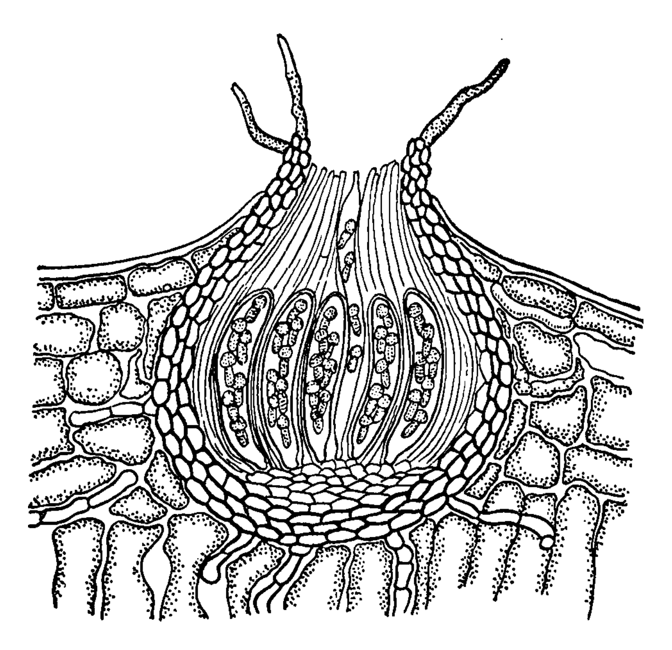


Рис. 147. Вентурия на яблоне (Venturia inaequalis). Поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами.

в разных частях Европы, Азии и Северной Америки. О распространении их в других частях земного шара сведений очень мало.

Род *вентурия* (Venturia) объединяет 60 видов, многие из которых широко распространены в различных географических зонах земного шара, особенно в северном полушарии.

Наибольший интерес представляет вентурия, паразитирующая на яблоне (V. inaequalis). Она поражает листья, побеги и плоды яблони, как культурных сортов, так и дикорастущих видов.

Вызываемое этим грибом заболевание называется паршой. Плодовые тела (псевдотеции) паразита располагаются группами. По форме (рис. 147) они почти шаровидные или грушевидные, диаметром до 160 *мкм*.

Помимо сумчатого спороношения гриб V. inaequalis имеет конидиальное — Fusicladium dendriticum. Оно развивается на живых частях питающего растения и наносит ему в ряде случаев большой вред. Особенно значительный урон гриб причиняет плодам. Конидиальная стадия гриба за лето может дать до 8—10 генераций, в результате чего происходит массовое распространение болезни. Что же касается сумчатого спороношения, то оно развивается на опавших листьях питающего растения весной следующего года и служит источником первичного заражения растений. Таким образом, эта стадия зимующая.

В нашей стране встречаются две специализированные формы V. inaequalis: одна из них европейская и приурочена к сортам яблони,

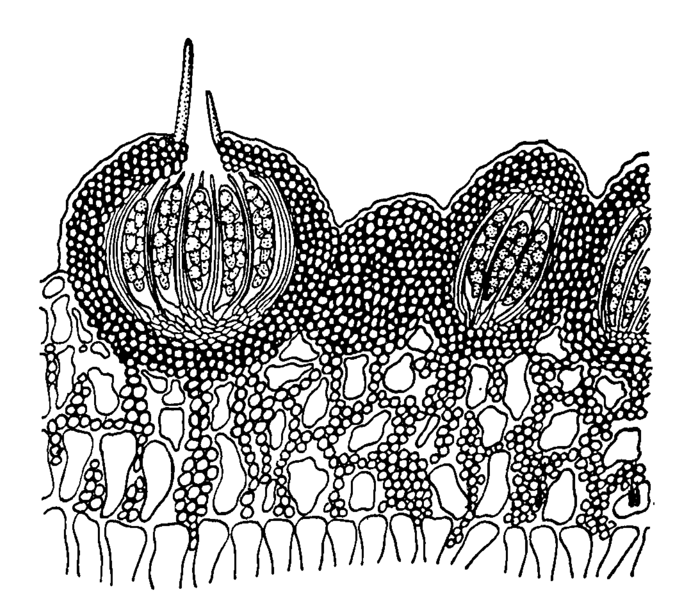


Рис. 148. Стигматея конферта (Stigmatea conferta). Поперечный разрез псевдотециев с сумками и спорами.

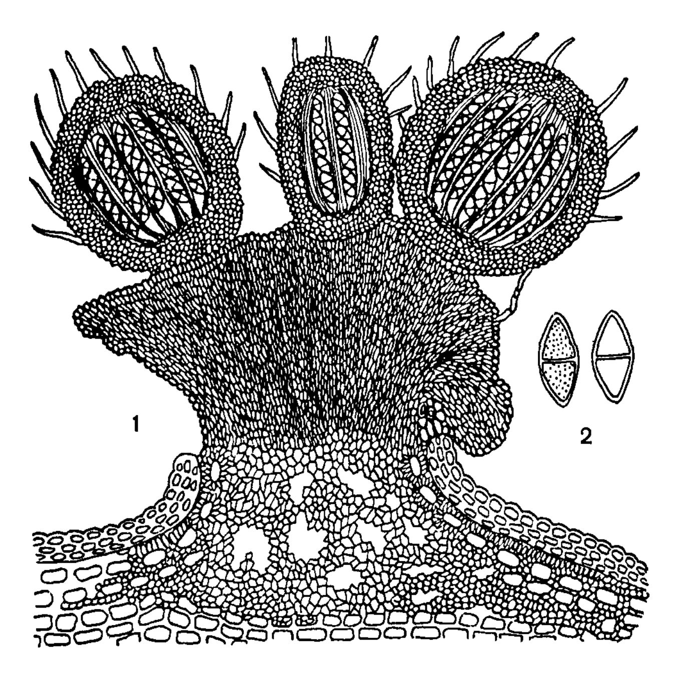


Рис. 149. Гиббера брусники (Gibbera vaccinii):

1 — поперечный разрез стромы и псевдотециев с сумками и спорами; 2 — споры.

возделываемым в европейской части нашей страны; вторая — азиатская, приурочена к дикорастущим видам яблони, произрастающим в горных районах Средней Азии и Казахстана. Культурные сорта яблонь почти совершенно не страдают от последней формы парши.

Главное в борьбе с паршой — уничтожение источников инфекции, которыми являются пораженные грибом листья яблони. Распространены также химические методы борьбы с данным заболеванием.

Чрезвычайно близок с рассмотренным видом другой — вентурия на груше (Venturia pirina) с конидиальной стадией Fusicladium pirinum, который вызывает широко распространенное заболевание — паршу груши. Симптомы болезни сходны с паршой яблони. Меры борьбы с болезнью те же.

Из рода вентурия следует также отметить Venturia tremulae, которая развивается на молодых побегах и листьях осины. Псевдотеции этого гриба располагаются на нижней и верхней стороне листьев, черные, почти шаровидные, диаметром 150—250 *мкм*, с бурыми щетинками.

Рассматриваемый гриб довольно широко распространен в Архангельской, Ленинградской и Мурманской областях, а также в центральных районах европейской части СССР, встречается он в Карелии, Прибалтике, Сибири, Казахстане и на Камчатке.

Гриб зимует либо в виде внутритканного мицелия, либо в виде псевдотециев. На перезимовавшем мицелии весной развивается конидиальное спороношение, представленное грибом Pollaccia radiosa. Споры этого гриба вызывают заражение листьев и молодых побегов осины. В это же время созревают аскоспоры, развивающиеся в перезимовавших псевдотециях, которые также поражают листья и побеги питающего растения. В результате поражения на листьях появляются грязно-серые неправильной формы пятна. По мере развития пятна сливаются. В центре этих пятен развивается темнооливковое плодоношение гриба Pollaccia radiosa. За лето гриб дает несколько генераций, что способствует массовому его распространению. Пораженные листья и побеги отмирают.

Меры борьбы с паршой осины сводятся в основном к уничтожению растительных остатков как источников инфекции. Используется также опрыскивание пораженных растений бордоской жидкостью.

Род *стигматея* (Stigmatea) содержит 20 видов. Псевдотеции видов данного рода развиваются группами, тесно скучены, нередко срастаются друг с другом боковыми стенками и погружены в довольно плотное мицелиальное сплетение, в результате чего развивается стромоподобное образование — псевдострома. Виды этого рода довольно широко распространены в различных странах земного шара. Подавляющее большинство видов стигматеи развивается на живых листьях дикорастущих растений. Таким образом, все грибы этого рода — паразиты.

Очень широко распространены S. conferta (на листьях голубики) (рис. 148), S. mespili (на листьях груши), S. robertiani (на листьях герани).

У гриба Stigmatea conferta отдельные плодовые тела черные, почти шаровидные или яйцевидные, диаметром 120—200 *мкм*, с черными щетинками.

Род *гиббера* (Gibbera) объединяет около 20 видов. Псевдотеции этого гриба почти шаровидные или яйцевидные, развивающиеся группами на достаточно хорошо развитом плотном мицелиальном сплетении, выступающем через разрывы покровной ткани питающего растения. Грибы рода гиббера относятся к числу достаточно распространенных и известны из различных стран земного шара. В Европе и других частях северного полушария довольно часто встречаются Gibbera elegantula, G. myrtilli, G. niesslii, G. vaccinii; в тропической части Азии — G. pseudottia, G. ramakrishmani; в Северной Америке — G. pulchella, G. symphoricarpi; в тропической части Южной Америки — G. caespitosa.

Gibbera vaccinii развивается на живых веточках брусники в различных странах Европы и Северной Америки. Псевдотеции скученные; отдельные плодовые тела почти шаровидные, черные, диаметром до 80 *мкм*. Строма представлена в виде черной корочки, достигающей 300 *мкм* (рис. 149).

Конидиальной стадией его является несовершенный гриб Helminthosporium vaccinii.

СЕМЕЙСТВО МИКОСФЕРЕЛЛЕВЫЕ (MYCOSPHAERELLACEAE)

У грибов этого семейства псевдотеции черные, как правило, шаровидно-приплюснутые, нередко с порусом. Сумки широкобулавовидные, почти яйцевидные или узкоцилиндрические, в нижней части иногда немного вздутые. Псевдопарафизы обычно отсутствуют.

Наиболее распространены во всех частях земного шара и часто встречаются виды родов дидимелла, дотидея, микосферелла.

Многие виды данного семейства имеют конидиальную стадию, которая представлена различными видами несовершенных грибов.

Род *дидимелла* (Didymella) объединяет около 100 видов. Некоторые представители этого рода — паразиты (главным образом в конидиальной стадии) и наносят вред сельскохозяйственным растениям. Наиболее распространены D. applanata (на малине), D. brioniae (на огурцах, дынях, арбузах и тыквах), D. cannabis (на растениях семейства тыквенных), D. cannabis (на конопле), D. exigua (на различных травянистых растениях), D. fennica (на липе), D. pinodes (на горохе, вике и других бобовых), D. proximella (на осоке), D. quercina (на дубе), D. rabiei (на нуте).

Didymella bryoniae относятся к числу довольно распространенных паразитов, главным образом огурцов. Болезнь, вызываемая им, особенно сильно распространена в оранжереях. Плодовые тела этого гриба имеют чечевицеобразную форму, черные, диаметром 200—220 *мкм*.

В цикл развития этого гриба входит несовершенная стадия Ascochyta cucumeris. Гриб развивается на живых частях питающего растения и тем самым вызывает их порчу, а впоследствии и загнивание.

Didymella pinodes также относится к числу весьма распространенных. Этот гриб вызывает довольно опасное заболевание гороха, которое по названию его конидиальной стадии (Ascochyta pinodes) носит название аскохитоз гороха. Болезнь поражает все подземные органы растения-хозяина. На листьях появляются желтоватые пятна, которые впоследствии буреют. В пятнах развивается конидиальное спороношение Ascochyta pinodes. На стеблях пятна такие же, но вытянутые. На бобах пятна коричневые. Семена, развивающиеся на заболевших растениях, щуплые, с бурыми пятнами. Аскохитоз передается главным образом с семенами, в которых инфекционное начало — мицелий гриба, сохраняется во внутренних тканях. Гриб может перезимовывать и на растительных остатках, т. е. на отмерших стеблях и листьях.

Аскохитоз гороха развивается наиболее сильно во влажные годы. Помимо гороха, гриб поражает пелюшку и некоторые другие бобовые растения.

Для борьбы с аскохитозом гороха используют протравливание семян. Чрезвычайно важно для профилактики заболевания уничтожать растительные остатки.

Didymella rabiei — возбудитель заболевания нута, которое также называется — аскохитоз. Эта болезнь описана в Болгарии И. Х. Ковачевским. Болезнь широко распространена во всех районах возделывания нута.

Плодовые тела гриба D. rabiei рассеяны по всей поверхности пораженных листьев и располагаются группами. Они чечевицеподобные, темно-бурые.

Помимо сумчатого спороношения в цикл развития гриба входит конидиальная стадия, которая представлена грибом Ascochyta rabiei. Этот гриб зимует в виде псевдотециев, споры в которых, как правило, созревают весной и служат таким образом источником первичного заражения нута. Конидиальная стадия способствует массовому летнему распространению гриба. Особого развития заболевание достигает во влажные, дождливые годы.

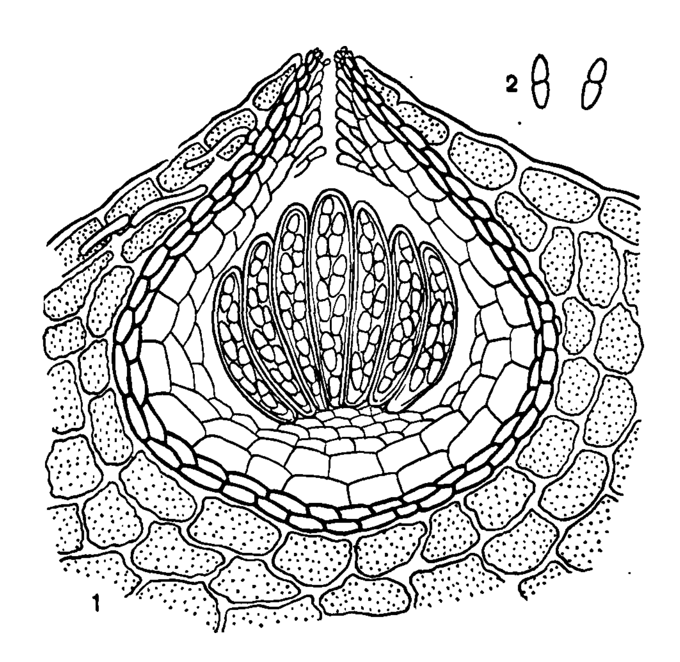


Рис. 150. Микосферелла точковидная (Mycosphaerella punctiformis):

1 — поперечный разрез плодового тела с сумками и спорами; *2* — споры

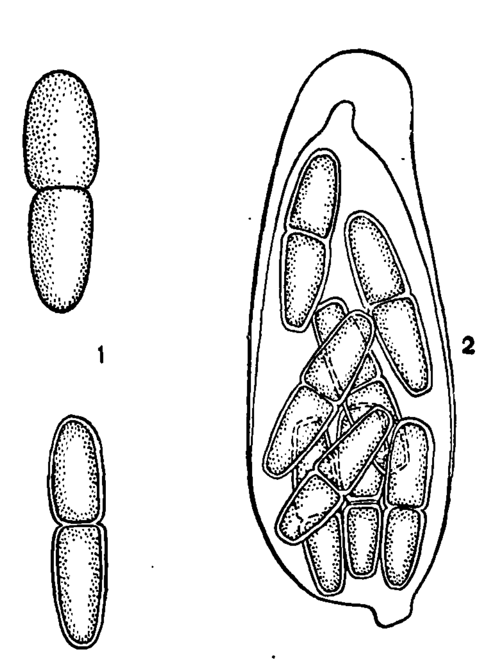


Рис. 151. Микосферелла лука (Mycosphaerella allicina):

1 — споры; *2* — сумка со спорами.

В результате поражения грибом на листьях нута появляются округлые светло-коричневые пятна, окруженные более темной каймой. В них и развиваются плодовые тела сумчатого и конидиального спороношения.

Для борьбы с аскохитозом нута необходимо убирать и уничтожать растительные остатки, а также закапывать их. В результате этого листья и стебли гороха под слоем почвы сгнивают, а вместе с ними гибнет и возбудитель болезни.

Грибы рода *микосферелла* (Mycosphaerella) имеют плодовые тела (псевдотеции), развивающиеся под эпидермисом растения-хозяина. В зависимости от формы сумок количество их в псевдотециях различно у разных видов: от 4—5 до 70—100. Характерна структура оболочки сумок на апикальном (верхнем) их конце. Как известно, оболочка сумок у асколокулярных грибов вообще состоит из двух слоев: наружный — очень тонкий; внутренний — утолщенный у разных видов в разной степени.

Споры (их 8 в сумке) располагаются в 2—3 ряда или скучены в беспорядке.

В роде микосферелла насчитывают около 1500 видов. Из этого числа примерно 250 видов было описано из тропических стран Азии, Африки и Америки; остальные — из стран умеренного климата. В СССР обнаружено свыше 200 видов. К числу наиболее известных и широко распространенных видов относят M. punctiformis, M. allicina, M. fragariae, M. sentina и др.

Mycosphaerella punctiformis развивается на листьях различных древесных и кустарниковых растений во всех частях земного шара. Псевдотеции грибов данного вида почти шаровидные, черные, диаметром 60—100 *мкм* (рис. 150).

Mycosphaerella allicina развивается на самых разнообразных травянистых растениях и встречается в различных частях земного шара. Псевдотеции у грибов данного вида шаровидно-приплюснутые, черные, диаметром 75—160 *мкм* (рис. 151).

Биология грибов рода микосферелла изучена слабо. В основном исследования посвящены специализации и циклам развития. Большинство грибов рода микосферелла развивается на самых разнообразных питающих растениях из различных групп цветковых растений. Некоторые виды, однако, приурочены к растениям определенных семейств фанерогамов. Например, M. cruciferae встречается только на крестоцветных, M. umbelliferae — только на зонтичных и т. д.

Ряд видов специализирован еще больше и произрастает только на растениях одного рода, например M. fragariae — только на листьях разных видов земляники, M. sentina — на листьях разных видов груши и т. д.

Циклы развития изучены у 63 представителей рода микосферелла. Установлено, что в цикл развития этих видов входят несовершенные стадии, представленные макро- и микроконидиальными спороношениями.

Исследованиями установлено, что сумчатая стадия плеоморфных грибов рода микосферелла служит для перезимовки грибов и первичного весеннего заражения питающих растений; макроконидиальная стадия — для массового распространения гриба летом и осенью; микроконидиальная стадия выполняет роль спермациев и играет роль в процессе диплоидизации.

Как это отмечалось ранее, многие представители рода микосферелла отличаются определенной приуроченностью к соответствующим питающим растениям. Это сказывается и на их географии. То же самое можно сказать о представителях других родов микромицетов, принадлежащих к самым разнообразным систематическим группам грибов. Следует при этом отметить, что проследить соотношение ареалов грибов и их растений-хозяев значительно легче на примере зонального географического анализа. Данное обстоятельство объясняется тем, что смена физико-географических условий проявляется более резко в широтном, а не в меридиональном направлении. Особенно наглядно указанное соотношение ареалов заметно на примере грибов, которые обладают признаками, позволяющими идентифицировать их на основе макроморфологии. Грибы рода микосферелла столь малы, что без соответствующего микроскопического анализа определить их невозможно. Однако на примере многих видов этого рода видно, что распространение их представителей, отличающихся сравнительно узкой специализацией, обычно менее широко, чем распространение их растений-хозяев.

M. iridis, M. epilobii, M. hyperici, M. podagrariae были обнаружены лишь в Европе и в Средней Азии. Между тем растения, на которых развиваются названные грибы (соответственно Iris, Epilobium, Chamaenerium, Hypericum, Aegopodium), распространены значительно шире.

Многие представители рода микосферелла развиваются на различных сельскохозяйственных растениях и наносят им ущерб. На культурных растениях было отмечено около 90 видов. Из этих видов настоящими паразитами является 21 гриб. Их можно разделить на две группы. К первой относятся такие, которые поражают растения в сумчатой стадии; ко второй — в конидиальной, а сумчатая у них развивается на отмерших частях растений.

К первой группе относятся M. brassicicola (на капусте), M. fumaginea (на винограде), M. gibelliana (на цитрусовых), M. ikedai (на листьях чайного куста), M. oryzae (на рисе), M. pomi (на яблоне и айве), M. phaseolicola (на фасоли), M. theae (на листьях чайного куста) и др. Ко второй — M. angulata (на винограде), M. arachidis (на арахисе), M. aurantiorum (на цитрусовых), M. aurea (на смородине), M. fragariae (на землянике), M. grossulariae (на крыжовнике), M. linorum (на льне), M. personata (на винограде), M. ribis (крыжовник, смородина), M. rubi (на малине), M. sentina (на груше) и др.

Mycosphaerella fragariae (табл. 27) вызывает заболевание — белую пятнистость листьев земляники. Болезнь поражает листья, черешки и плодоножки растения-хозяина. На листьях в результате поражения образуются округлые, вначале красновато-бурые, впоследствии белеющие пятна, окруженные пурпурной каймой. В центре пятна развивается плодоношение гриба: сумчатая стадия — M. fragariae; конидиальная — Ramularia tulasnei. Зимует гриб в сумчатой стадии, которая служит источником первоначального весеннего заражения. Летом на пораженных листьях развивается конидиальная стадия гриба, которая дает несколько генераций спор, что способствует массовому летнему распространению болезни. Наибольшего развития болезнь достигает к концу вегетации растения, чему в большой степени способствуют частые осадки и температура не ниже 18—24° С. Заболеванию сильнее подвержены более взрослые плантации земляники.

Белая пятнистость распространена широко и повсеместно. Разные сорта земляники подвержены заболеванию в разной степени. Наиболее восприимчивые в нашей стране сорта — Рощинская, Абрикос, Белая ананасная, Шпанка и др. Более устойчивы — Мысовка, Шарплесс, Красавица Парсона и др.

В качестве мер борьбы с этим заболеванием используют уничтожение растительных остатков и трехкратное опрыскивание бордоской жидкостью.

Mycosphaerella linorum вызывает очень опасное заболевание льна — пасмо. Впервые оно обнаружено в СССР О. Б. Натальиной (1930) на Дальнем Востоке. Впоследствии оно выявлено в Краснодарском крае, в Ростовской области и в Крыму.

Пасмо льна проявляется во всех стадиях развития растения. У всходов льна поражаются семядоли, затем болезнь переходит на листья и стебли. На листьях образуются вначале желтовато-зеленые, а впоследствии буреющие пятна, в которых развивается конидиальное спороношение гриба, представленное грибом Septoria linorum. Пораженные листья скручиваются и частично опадают. На стеблях пятна быстро разрастаются и окружают стебель кольцом. От чередования бурых и зеленых участков стебель становится пестрым, впоследствии он поражается целиком и становится темно-серым.

Болезнь передается с семенами льна. Источником первичного заражения являются и расти-

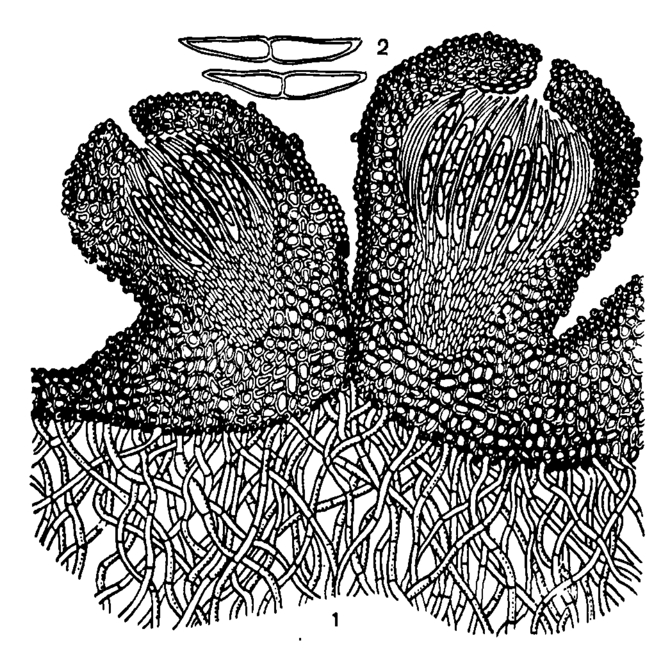


Рис. 152. Глониум стеллятум (Glonium stellatum):
1 — поперечный разрез стромы и псевдотециев с сумками и спорами; *2* — споры.

тельные остатки, пораженные грибом. Весной на них развиваются плодовые тела S. linorum. Споры этого гриба вызывают поражение молодых растений. Что касается сумчатой стадии, то она в СССР до сих пор не обнаружена, однако в других странах встречается, что способствует сохранению гриба в зимний период.

Пасмо льна — карантинное заболевание. Борьба с ним сводится прежде всего к уничтожению пораженных растительных остатков. Почву участков, на которых обнаружены заболевшие растения, протравливают хлорной известью или меркураном.

Mycosphaerella ribis вызывает заболевание крыжовника и смородины — белую пятнистость листьев. На пораженных грибом листьях образуются небольшие округлые или угловатые пятна. Вначале они темные, впоследствии почти белые, окруженные бурой каймой. В центре пятен образуются плодовые тела конидиального спороношения гриба — Septoria ribis.

Гриб зимует на отмерших листьях растения-хозяина в виде псевдотециев M. ribis. Споры созревают в конце мая — начале июня. Распространению болезни в большой степени способствует влажная, дождливая погода, а также загущенность посевов. Массовое летнее распространение болезни осуществляется за счет развития конидиальной стадии гриба — Septoria ribis.

Снижению пораженности растений от белой пятнистости способствует внесение в почву микроэлементов. Для борьбы с заболеванием необходимо также уничтожать растительные остатки и опрыскивать растения химикатами.

Mycosphaerella rubi возбуждает белую пятнистость листьев и стеблей малины. Пятна сначала мелкие, бурые, а впоследствии беловатые. В них развивается конидиальное спороношение гриба — Septoria rubi. На стеблях (главным образом вокруг почек) также образуются вначале бурые, а затем белеющие расплывчатые и довольно крупные пятна. Следует отметить, что стеблевая форма болезни более опасна.

Гриб зимует в виде сумчатой стадии, которая служит источником первичного заражения малины. Конидиальная стадия помогает массовому распространению гриба в период вегетации растения-хозяина. Белой пятнистостью в основном заболевают стареющие листья, поэтому болезнь особенно распространена в июле — августе. Для борьбы с белой пятнистостью малины прежде всего необходимо уничтожение растительных остатков, в которых сохраняется инфекционное начало, а также опрыскивание малины химикатами.

Mycosphaerella personata вызывает заболевание винограда — церкоспороз (название дано по конидиальной стадии гриба, который относится к роду церкоспора). При этом на нижней стороне листьев появляются темные, довольно крупные пятна, вначале с темно-оливковым, а затем с коричневым бархатистым налетом — спороношение гриба в конидиальной стадии. Нередко поражаются также зеленые побеги и ягоды растения.

Очень сильно виноград страдает от церкоспороза в Средней Азии, а также в Армении и Ставропольском крае.

Гриб зимует в основном в виде конидий, однако немалое значение имеет, видимо, его сумчатая стадия. Наиболее сильно от болезни страдают местные винные сорта винограда, но поражаются и европейские сорта этого растения.

Для борьбы с церкоспорозом винограда используют опрыскивание лозы растения коллоидной серой, цинебом и цирамом. Необходимо также уничтожение растительных остатков.

ПОРЯДОК ГИСТЕРИАЛЬНЫЕ (HYSTERIALES)

Плодовые тела представителей порядка гистериальных — гистеротеции, вытянутые, почти эллипсоидальные, открывающиеся продольной щелью. Сумки булавовидные или цилиндрические, окруженные псевдопарафизами. Споры эллипсоидальные или веретеновидные, двух- или многоклеточные, в некоторых родах с про-

дольными и поперечными перегородками, бесцветные или бурые. Порядок гистериевых подразделяют на 4 семейства: гистериевых (Hysteriaceae), графидовые (Graphidaceae), артониевые (Arthoniaceae), рокцелловые (Roccellaceae). Из перечисленных семейств наиболее изучено семейство гистериевых, представители которого относятся к числу весьма распространенных.

Представители порядка гистериальных — сапрофиты, развивающиеся главным образом на отмерших веточках древесных и кустарниковых растений, а изредка и на стеблях травянистых растений.

СЕМЕЙСТВО ГИСТЕРИЕВЫЕ (HYSTERIACEAE)

В состав этого семейства входят роды *глониум* (Glonium), *гистериум* (Hysterium), *гистерографиум* (Hysterographium), а также *акроспермум* (Acrospermum).

Род *глониум* (Glonium) объединяет грибы, у которых плодовые тела — типичные гистеротеции. В составе рода 20 видов. Большинство из них распространено в странах теплового климата, однако некоторые виды характерны для стран умеренного климата. На территории СССР, в частности, встречается G. stellatum (рис. 152). Этот гриб развивается на гнилой древесине.

В роде *гистериум* (Hysterium) плодовые тела — типичные гистеротеции. В род гистериум входит 20 видов, распространенных главным образом в странах тропического климата. В странах умеренного климата (в частности, в СССР) встречаются грибы, произрастающие на отмершей древесине различных древесных растений. Чаще других в нашей стране встречается H. angustatum. Этот гриб развивается на древесине различных древесных и кустарниковых растений.

У грибов рода *гистерографиум* (Hysterographium) плодовые тела — типичные гистеротеции. В состав этого рода входит 6 видов, которые встречаются в самых разнообразных климатических зонах земного шара. Они развиваются на древесине различных древесных и кустарниковых растений. В нашей стране нередко встречаются Hysterographium biforme, H. curvatum, H. elongatum, H. fraxini, особенно часто последний. Он развивается на древесине ясеня.

Грибы, входящие в состав других семейств порядка гистериальных, в основном симбионты, образующие лишайники. В связи с этим в данном разделе мы их не рассматриваем.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCETES)

Базидиомицеты — высшие грибы с многоклеточным мицелием. К ним относятся около 30 тыс. видов (и микроскопические грибы, и грибы с крупными плодовыми телами). Среди этих грибов есть паразиты растений (например, широко распространенные и очень опасные для сельскохозяйственных растений головневые и ржавчинные грибы), многочисленные почвенные сапрофиты — хорошо всем известные шляпочные грибы (например, шампиньоны, навозники). К базидиомицетам относятся и микоризообразующие шляпочные грибы, которые успешно развиваются только в тесном контакте с корнями древесных растений (например, белый, подберезовик, подосиновик и многие другие лесные грибы).

Есть среди базидиальных грибов и сапрофиты на древесине — это многочисленные трутовики — активные разрушители древесины и валежника.

Половое спороношение у них — базидиоспоры, т. е. экзогенные споры на особых выростах — базидиях (рис. 153). Такая базидия закладывается из двухъядерных клеток. Половых органов нет. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспоры и состоящего из одноядерных клеток. У гомоталличных видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталличных, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: + и — (рис. 154). При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем делятся синхронно. Такой дикариофитный мицелий (с двухъядерными клетками), пронизывая субстрат (почву, древесину, стебли и листья растений-хозяев), может существовать длительное время. У некоторых базидиальных грибов, например у трутовиков, растущих на деревьях, или у лесных шляпочных грибов, мицелий многолетний.

На концах дикариофитных гиф из двухъядерных клеток образуются базидии. На базидии развиваются 2—4 базидиоспоры, сидящие на маленьких шипообразных выростах базидии — стеригмах. Дикариофитный мицелий у большинства видов базидиальных грибов характеризуется наличием пряжек, особых клеточек у поперечной перегородки клеток мицелия. Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на мицелии. Но у большинства базидиомицетов они образуются на плодовых телах или внутри них.

Рассеивание базидиоспор происходит путем их активного отбрасывания. В основе этого лежит повышение в самой базидии внутриклеточного давления в результате гидролиза гликогена. Процесс гидролиза сопровождается притоком в базидию воды, в результате чего и повышается в ней давление. Оно передается к базидиоспоре через узкий канал стеригмы, что значительно его ослабляет. В результате зрелая базидиоспора получает незначительный толчок при отбрасывании и отлетает всего на несколько десятых миллиметра. В дальнейшем она подхватывается токами воздуха. При массовом отбрасывании базидиоспор

у шляпочных грибов и трутовиков часто часть этих спор заносится на поверхность шляпки, и тогда можно наблюдать, как какая-либо часть шляпки, например у красной сыроежки, покрыта белым бархатистым налетом ее базидиоспор, а сероватая, например, шляпка шампиньона покрыта таким же бархатистым налетом шоколадно-коричневых базидиоспор. В закрытых плодовых телах (у гастеромицетов) базидиоспоры не отбрасываются так активно. Они освобождаются в результате разрушения базидий и общей оболочки плодового тела, а затем разносятся токами воздуха.

Плодовые тела сложены из дикариофитного мицелия. Следовательно, в цикле развития базидиальных грибов преобладает дикариофитный мицелий (рис. 154).

Гаплоидная фаза короткая: базидиоспоры и мицелий, выросший из нее и существующий небольшой период. Конидиальные спороношения (бесполое размножение) у базидиальных грибов встречаются редко. Плодовые тела базидиомицетов различны по форме и консистенции. Они могут быть паутинистыми, рыхлыми, плотно-войлочными, кожистыми, деревянистыми, мягкомясистыми, могут иметь форму пленок, корочек, могут быть копытообразными или состоять из шляпки и ножки.

Спороносный слой плодового тела — гимений — располагается у более примитивных видов на верхней стороне плодовых тел, а у более высокоорганизованных — на нижней. Гимений базидиальных грибов состоит из базидий с базидиоспорами и парафиз. У некоторых видов в гимении находятся цистиды — крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем. Они защищают гимениальный слой и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит признаком для их определения.

Поверхность плодового тела, несущую гимений, называют гименофором. У низших представителей он гладкий, а у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, трубочек, пластинок (рис. 155, 156, 157).

Базидии различают по строению. Базидия может быть булавовидной, одноклеточной — холобазидия (рис. 153). Базидия может состоять из двух частей: нижней (расширенной) — гипобазидии и верхней — эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии. Эпибазидия часто состоит из 2 или 4 частей и у группы видов отделена от гипобазидии перегородкой. Такая сложная базидия называется гетеробазидией (рис. 153). Третий тип базидии — базидия, разделенная поперечными перегородками на 4 клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры — фрагмобазидия. Особенностью фрагмобазидии является также то, что она обычно образуется из толстостенной покоящейся клетки, и ее еще называют склеробазидией (рис. 153). По типу развития и строению базидии базидиомицеты подразделяют на 3 подкласса.

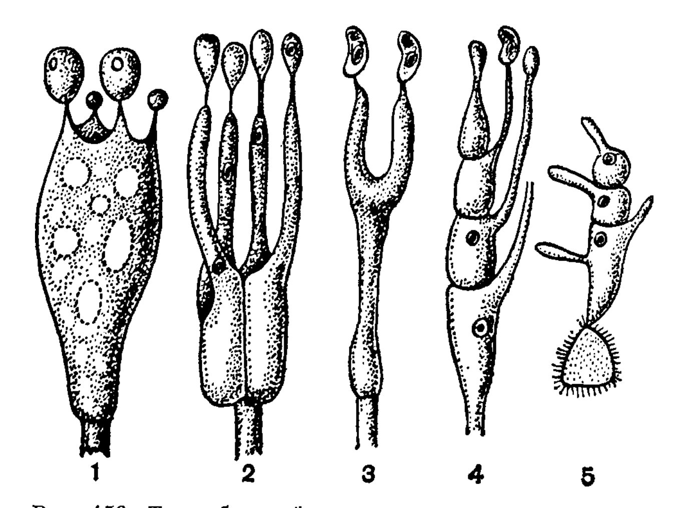


Рис. 153. Типы базидий:
1 — холобазидия; *2*, *3*, *4* — гетеробазидии; *5* — склеробазидия, или фрагмобазидия.

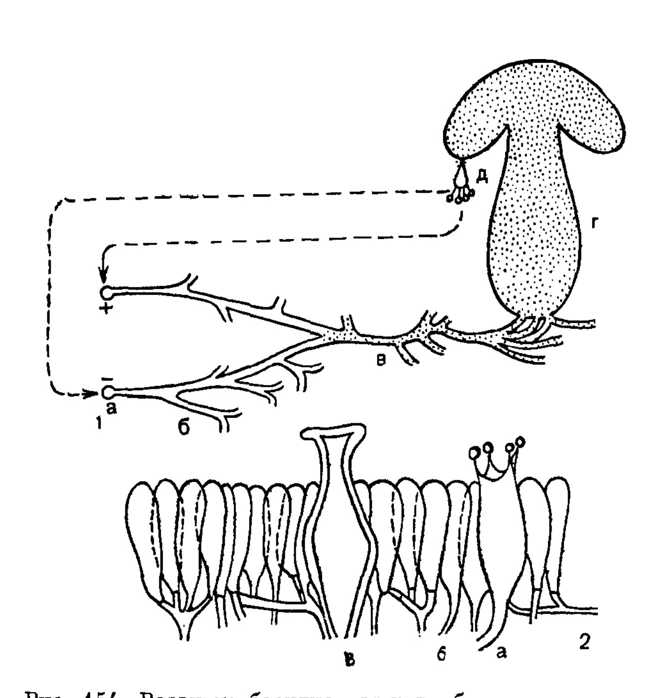


Рис. 154. Развитие базидиальных грибов:
1 — цикл развития шляпочного базидиального гриба: *а* — базидиоспоры, *б* — гаплоидный мицелий, *в* — дикариофитный мицелий, *г* — плодовое тело из дикариофитного мицелия, *д* — базидия с базидиоспорами; *2* — гимений базидиального гриба: *а* — базидия с базидиоспорами, *б* — парафиза, *в* — цистида.

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ (HOLOBASIDIOMYCETIDAE)

Подкласс холобазидиомицетов объединяет грибы с неразделенной одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией, развивающейся непосредственно из производящей ее и затем разрастающейся клетки. Наиболее естественной в настоящее время является следующая классификация этой группы, основанная на расположении базидий.

Подкласс холобазидиомицетов объединяет порядок *экзобазидиальные грибы* (Exobasidiales), и группы порядков: *гименомицеты* и *гастеромицеты.*

ПОРЯДОК ЭКЗОБАЗИДИАЛЬНЫЕ (EXOBASIDIALES)

В порядке экзобазидиальных базидии формируются непосредственно на мицелии. Плодовые тела отсутствуют.

Все экзобазидиальные грибы — паразиты цветковых растений. Мицелий этих грибов развивается в вегетативных частях растений-хозяев и вызывает гипертрофию тканей. Чаще всего экзобазидиальные грибы поражают растения из семейства вересковых, реже других цветковых. Никакого плодового тела, характерного для гименомицетов, здесь нет: под эпидермисом растения-хозяина образуется прямо на мицелии слой параллельно расположенных базидий, которые затем разрушают эпидермис. На каждой базидии 2 или 4 (реже 6 или 8) одноядерные базидиоспоры, которые распространяются ветром и заражают новые растения. Мицелий этих грибов вызывает гипертрофию тканей хозяина.

В порядке одно семейство, которое содержит только 4 рода, около 20 видов, из которых 8 найдены и в Советском Союзе. Но грибы этой совсем небольшой группы знакомы почти каждому любителю природы, который живет в зоне хвойных лесов. Этот вид знают все работники карантинной инспекции.

Почти во всех таежных лесах до северной границы леса в Заполярье очень часто встречается *экзобазидиум брусничный* (Exobasidium vaccinii). В начале или середине лета листья, а иногда и молодые стебли брусники деформируются: зараженные участки листьев разрастаются, поверхность участка на верхней стороне листьев становится вогнутой и приобретает красную окраску. На нижней стороне листьев пораженные участки выпуклые, снежно-белые. Деформированный участок становится толще (в 3—10 раз в сравнении с нормальными листьями). Иногда деформируются стебли: они утолщаются, искривляются и становятся белыми. Изредка поражаются и цветки.

Под микроскопом легко установить большие изменения в строении ткани листа. Клетки заметно больше нормальных размеров (г и п е р т р о ф и я), их больше нормы. Хлорофилл в клетках пораженных участков отсутствует, зато в клеточном соке появляется красный пигмент — антоцианин. Он придает пораженным листьям красную окраску. Между клетками брусники видны гифы гриба, их больше около нижней поверхности листа. Между эпидермальными клетками растут более толстые гифы; на них, под кутикулой, развиваются молодые базидии. Кутикула разрывается, сбрасывается кусками, а на каждой зрелой базидии образуется 2—6 веретеновидных базидиоспор. От них и появляется заметный на нижней стороне пораженного листа нежный инееподобный белый налет.

Базидиоспоры, попадая в каплю воды, становятся скоро 3—5-клеточными. С обоих концов споры прорастает по тонкой гифе, с концов которой отшнуровываются мелкие конидии. Они могут, в свою очередь, образовывать бластоспоры.

Иначе прорастают те базидиоспоры, которые попадают на молодые листья брусники. Возникающие при прорастании гифы проникают через устьица листьев в растение, и там образуется мицелий. Уже через 4—5 дней на листьях появляются желтоватые пятна, а еще через неделю заболевание брусники имеет типичную картину. Образуются базидии, освобождаются новые споры. Полный цикл развития гриба требует менее двух недель.

Этот цикл, который сейчас описывают во всех учебниках микологии, был открыт выдающимся русским микологом, одним из основоположников современного учения о болезнях растений М. С. В о р о н и н ы м в 1867 г. До него гриб считали гифомицетом. И вот описан примитивного строения гименомицет, который не имеет плодовых тел. Одновременно это было первым открытием паразитного, живущего в зеленых тканях растений гименомицета.

Этот гриб — объект и повод споров многих поколений микологов. Одни ученые видят в экзобазидиальных грибах примитивную группу, которая подтверждает гипотезу о происхождении гименомицетов от паразитных грибов; поэтому эти грибы представлены в их системах самостоятельным порядком впереди всех других гименомицетов. Другие, как и автор этих строк, рассматривают экзобазидиальные грибы как узкоспециализированную группу грибов, как боковую ветвь развития сапротрофных примитивных гименомицетов. Таким образом, с реше-

нием частного вопроса о систематике экзобазидиальных связан крупный теоретический вопрос о происхождении многих тысяч видов высших грибов.

Спорным остался и другой вопрос, тоже связанный с большими теоретическими проблемами. Уже давно известно, что *экзобазидиум брусничный* (Exobasidium vaccinii) растет на чернике, клюкве, толокнянке, андромеде и других вересковых. Это все один вид или целый комплекс хотя и близких, но самостоятельных узкоспециализированных видов? Опытами искусственного заражения и математической обработки размеров базидиоспор установлено, что на чернике растет самостоятельный вид — E. myrtilli. Относительно грибов на андромеде, клюкве и толокнянке вопрос пока не выяснен. Но многие виды описаны, по-видимому, ошибочно.

Важным паразитом чайного куста является E. vexans, приносящий большой ущерб в Индии.

Многие грибы рода *экзобазидиум* (Exobasidium) растут на различных видах рододендрона. Нередко они вызывают не гипертрофию, а только пятна на листьях. Они найдены у нас на Дальнем Востоке и Кавказе. Грибы этого рода распространены во всем мире (например, в Новой Зеландии найдено столько же видов, сколько и у нас). Исключительно все грибы растут на цветковых растениях, имеющих одеревеневшие стебли; это считают признаком древности этой группы грибов.

В Мурманской области найден на камнеломке гриб другого рода экзобазидиальных грибов — *арктикомицес* (Arcticomyces warmingii). В отличие от рода экзобазидиум у него под базидиями образуется более плотное сплетение гиф, что можно считать этапом развития примитивных плодовых тел.

В отличие от многих других паразитных грибов экзобазидии хорошо растут в чистой культуре. Для их систематики это все-таки дало еще мало: различия в культуре между отдельными видами небольшие. Некоторые микологи видят у экзобазидиальных грибов черты, сходные с примитивными аскомицетами рода *тафрина* (Taphrina). На самом деле, это аналогия. В настоящее время это явление расценивают как параллельную эволюцию, а некоторые морфологическое сходство описывают как пример одной жизненной формы. Хорошо известно, что к одной жизненной форме могут принадлежать организмы самого разнообразного происхождения.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ГИМЕНОМИЦЕТЫ

Группа гименомицеты — самая большая по числу видов среди базидиальных грибов (более 12 000 видов) и наиболее известная в общежитии. То, что обычно называют грибами, в большинстве случаев — плодовые тела гименомицетов, грибница которых находится в субстрате (например, в почве, древесине).

Характерный для всей группы признак — наличие на плодовых телах гимения — слоя из цилиндрических или булавовидных одноклеточных базидий и бесплодных клеток парафиз между ними (рис. 154). Парафизы придают упругость всему гимению и отделяют базидии друг от друга, предохраняя от слипания сидящие на них базидиоспоры. Цистиды играют защитную роль, предохраняя гимений от соприкосновения его с другими поверхностями. Поверхность плодовых тел, покрытая гимением, называется гименофор. Наличие гименофора с гимением на плодовых телах и определяет эту группу.

Плодовые тела гименомицетов очень разнообразны по форме, величине, консистенции и окраске. Здесь встречаются плодовые тела в виде буроватых или желтовато-охряных корочек, распростертых по субстрату, чаще по древесине поваленных гниющих деревьев или валежника. Гимений расположен у них на верхней стороне. Гименофор при этом гладкий.

Другие плодовые тела — коралловидно-разветвленные, прямостоячие — растут на почве или свисают с гниющих стволов деревьев. Они оранжевые, желтые или снежно-белые. Многие расположены черепицеобразно на стволах деревьев или имеют копытообразную форму. Размеры последних очень крупные и достигают 40—50 *см* в диаметре. Наконец, мы видим огромное разнообразие форм, имеющих плодовое тело, состоящее из шляпки и ножки. Как разнообразна форма гименомицетов, так разнообразна и их окраска, от чисто-белой до самых сложных сочетаний красных, желтых, зеленых и других цветов. Достаточно при этом указать на многообразие расцветок шляпочных грибов.

На плодовых телах гименомицетов гименофор также разнообразен. У одних он гладкий (семейства *телефоровых* — Thelephoraceae и *рогатиковых* — Clavariaceae) или имеет вид складок на поверхности распростертого плодового тела (семейство *кониофоровые*, или *домовых грибов*,— Coniophoraceae). У других он имеет вид зубчиков (семейство *ежовиковых* — Hydnaceae), у третьих — это трубочки, внутренняя поверх-

ность которых выстлана гимением. Трубчатый гименофор характерен для семейства *полапоровых* (Polyporaceae, рис. 155). Близок к нему и лабиринтообразный гименофор у распространенной дубовой губки, растущей на мертвой древесине широколиственных пород (рис. 156). Перечисленные семейства относятся к порядку *афиллофоровых* (Aphyllophorales). Наконец, очень широко распространен пластинчатый гименофор у множества шляпочных грибов (порядок *агариковые*, или *пластинчатые*,— Agaricales) (рис. 155, 157). Здесь хорошо прослеживается важная роль гименофора как поверхности, несущей споры, обеспечивающие размножение вида. Выросты на поверхности гименофора в виде складок, шипов, трубочек, пластинок значительно увеличивают его поверхность и тем самым число на них базидий и спор.

Местоположение гименофора также имеет существенное значение. Открыто лежащий на поверхности плодового тела гименофор с гимением плохо защищен от внешних воздействий. Эволюция в пределах этой группы шла от плодовых тел в виде корочек, распростертых по субстрату с гладким гименофором и гимением на верхней его стороне к наиболее совершенно устроенным плодовым телам, где ножка выносит шляпку над субстратом и гимений формируется на нижней стороне шляпки, что дает преимущества для защиты спор и их распространения. В последнем случае отброшенная от базидии базидиоспора при ее падении на землю оказывается подхваченной конвекционными токами воздуха, затем ветром и переносится на значительные расстояния. Грибы, имеющие шляпку и ножку, называются шляпочными и в основном относятся к порядку агариковых, или пластинчатых. Формы со шляпкой и ножкой встречаются среди трутовых грибов (семейство Polyporaceae) и ежовиковых (семейство Hydnaceae), но их немного. В дальнейшем термин «шляпочные грибы» относится только к видам порядка агариковых. На нижней стороне плодового тела находится гименофор и у большинства трутовых грибов с копытообразным плодовым телом.

Консистенция плодовых тел гименомицетов очень разнообразна: от кожистой, войлочной и деревянистой у трутовых и хрящеватой у большинства рогатиковых и ежовиковых до мягкомясистой у большинства шляпочных пластинчатых грибов.

Гимений гименомицетов обычно или с самого начала лежит открыто у телефоровых, рогатиковых, ежовиковых, кониофоровых и трутовых и части агариковых грибов, или у другой части агариковых грибов он сначала прикрыт сплетением гиф — п о к р ы в а л о м. Но к моменту созревания базидиоспор гимений всегда

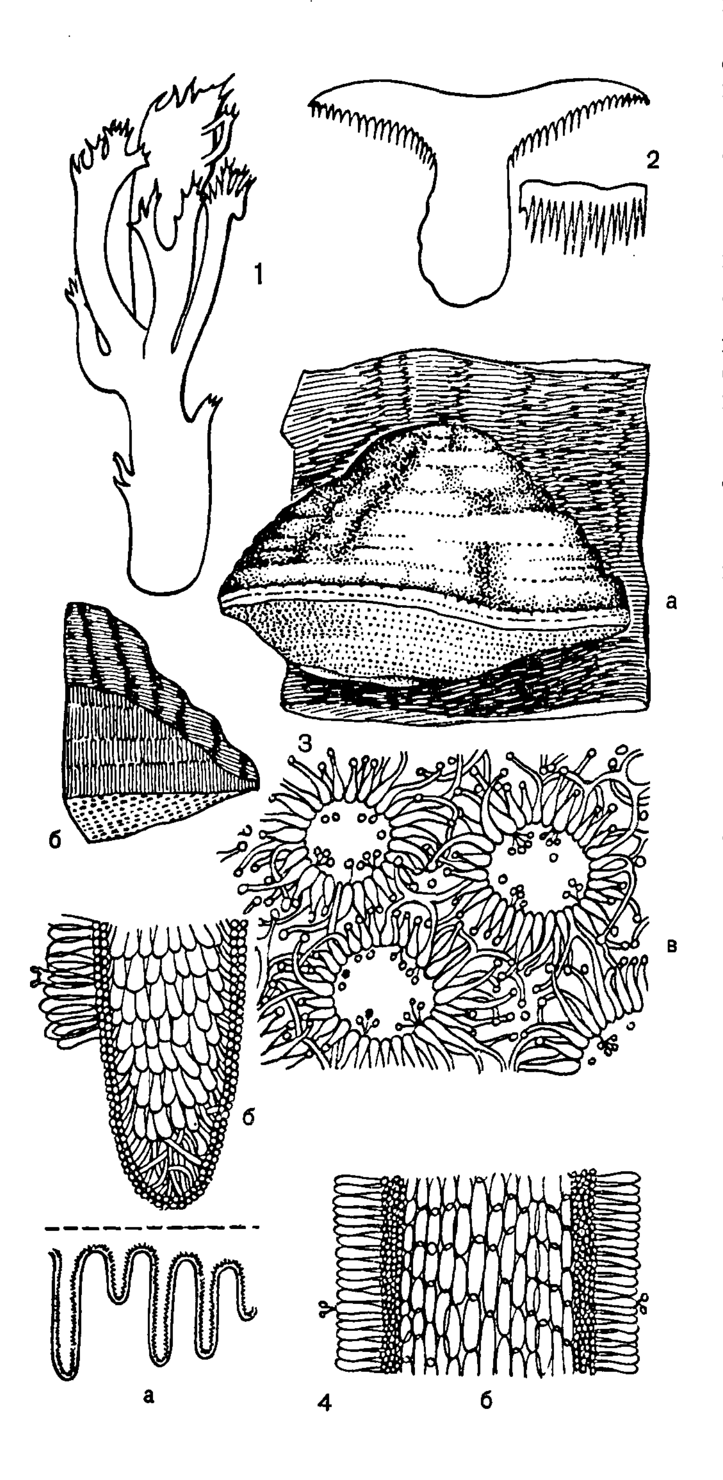


Рис. 155. Типы гименофоров:

1 — рогатик с гладким гименофором; *2* — ежовик желтый, внешний вид и участок шиповидного гименофора; *3* — настоящий трутовик: *а* — внешний вид, *б* — трубчатый гименофор, *в* — разрез трубчатого гименофора; *4* — шампиньон, разрез пластинчатого гименофора (*б*) и край гименофора с гимением (*а*).

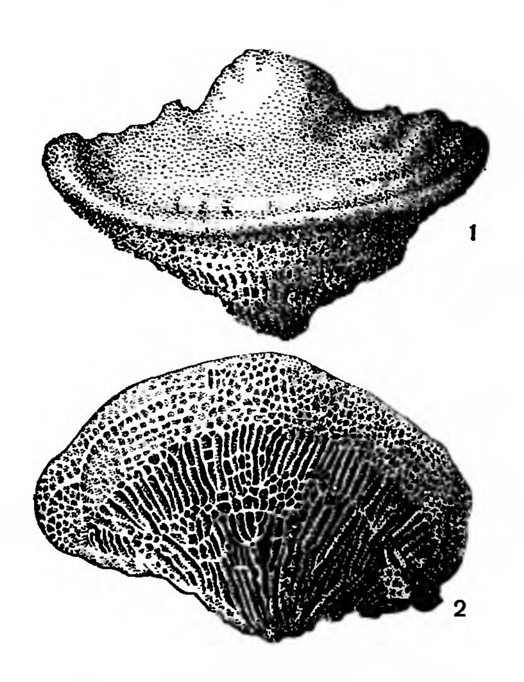


Рис. 156. Дубовая губка (*1*) и лабиринтообразный гименофор дубовой губки (*2*).

Рис. 157. Пластинчатый гименофор.

открыт. При этом покрывало разрывается, оставляя следы на шляпке и ножке (рис. 158).

Шляпочные грибы имеют два типа покрывала. Первое — о б щ е е, одевающее все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. В молодости такое плодовое тело имеет вид беловатого или сероватого яйца. Затем ножка вытягивается, вынося вверх шляпку. Покрывало разрывается и остается в виде чашевидного влагалища, или вольвы, у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки. Наиболее типично это выражено у *красного мухомора* (Amanita muscaria). У него хорошо заметные белые чешуйки на поверхности шляпки и есть остатки общего покрывала. У вздутого основания ножки также хорошо заметно влагалище с приросшим к ножке краем. Кроме общего, у красного мухомора есть и ч а с т н о е покрывало. Оно соединяет у молодого плодового тела края шляпки с ножкой, прикрывая только молодой формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки развертываются. Частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке и у ряда видов как бахрома по краю шляпки (рис. 158). У некоторых грибов это кольцо быстро исчезает. Частное покрывало с хорошо сохраняющимся кольцом на ножке характерно для рода *шампиньонов* (Agaricus). Есть грибы только с частным покрывалом, как упомянутые шампиньоны. А у других грибов только общее покрывало, например у относящихся к роду *поплавков* (Amanitopsis).

Плодовые тела гименомицетов могут быть одно- и многолетние. Однолетние — это большинство мягкомясистых плодовых тел шляпочных грибов. Они заканчивают свое полное развитие за одну вегетацию. Причем время их существования от нескольких дней или даже часов, например у мелких видов *навозников* (род Coprinus). Обычно же полное развитие такого плодового тела в среднем продолжается 10—14 суток. Деревянистые плодовые тела трутовиковых грибов многолетние. Гимений образует и отбрасывает споры в течение всего вегетационного периода. При этом трубочки гименофора нарастают и функционируют в течение нескольких лет. Упоминаются даже 80-летние плодовые тела трутовиков. Годичные наслоения гименофора у таких плодовых тел хорошо видны на разрезе (см. рис. 155).

Размеры плодовых тел гименомицетов очень различны: от 0,2—0,5 *см* в диаметре шляпки у мелких шляпочных грибов до 72 *см* в диаметре и 20 *кг* массы *гриба-барана* (Polypilus frondosus) из порядка афиллофоровых. Образование гигантских форм у гименомицетов — явление довольно частое. Почти ежегодно появляются в научной и популярной литературе заметки об особенно крупных плодовых телах того или иного вида гименомицетов. Их развитие связано с благоприятными метеорологическими условиями, причем важную роль играют и условия питания. Обычно наибольшее число крупных плодовых тел различных видов находят в так называемые грибные годы, когда общие условия

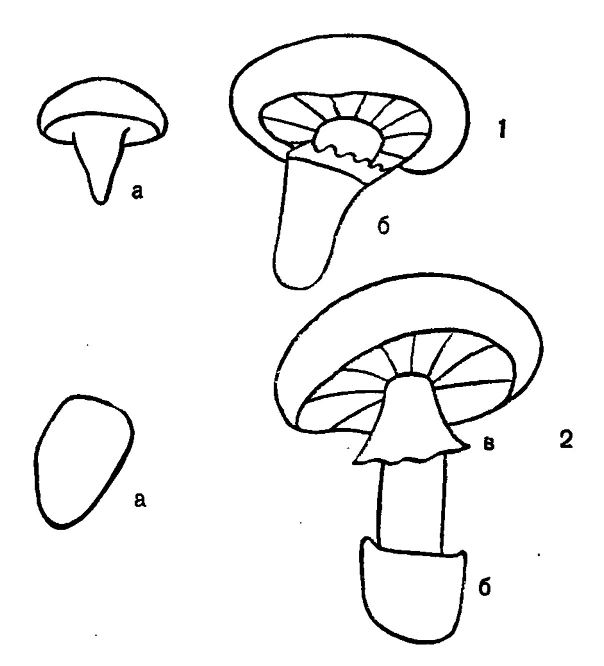


Рис. 158. Схема плодового тела с частным и общим покрывалами:

1: *а* — молодое плодовое тело с частным покрывалом; *б* — кольцо на ножке — остаток частного покрывала; *2*: *а* — молодое плодовое тело, одетое общим покрывалом; *б* — влагалище; *в* — кольцо на ножке (остаток частного покрывала).

для плодоношения грибов наиболее благоприятны. Так, известно плодовое тело *белого гриба* (Boletus edulis) массой 2 *кг* 720 *г* с диаметром шляпки 57 *см*. А ее длина по окружности составила 170 *см*, длина ножки 52 *см*. Известны находки плодового тела *грибной капусты* (Sparassis crispa, семейство рогатиковых — Clavariaceae) массой 9 *кг*, а среди ежовиковых (Hydnaceae) — плодовые тела массой 3—4,5 *кг*. Среди шляпочных грибов порядка агариковых особенно часто крупные плодовые тела находят в роде *шампиньон* (Agaricus). Так, в Курской области был найден *шампиньон полевой* (Agaricus campester) массой 5,5 *кг*. Окраска спор различная: белая, розовая, коричневая, фиолетово-, оливково- и даже сажисто-черная. От нее зависит и цвет всего гименофора.

Споры гименомицетов разносятся в основном ветром, токами воздуха. Это особенно относится к трутовым, плодовые тела которых находятся на деревьях, сравнительно высоко над землей. Споры мясистых плодовых тел шляпочных грибов также разносятся токами воздуха. Однако в их распространении принимают некоторое участие и животные: личинки и взрослые насекомые, слизняки и некоторые млекопитающие (белки, олени, лоси). Они охотно поедают мясистые и ароматные плодовые тела шляпочных грибов. При этом споры грибов проходят непереваренными через пищеварительный тракт животных и выбрасываются с экскрементами уже в другом месте. Биологическая роль мясистых плодовых тел в этом случае может быть отчасти сравнена с ролью сочного околоплодника у высших растений.

Значительную долю плодового тела (по объему), кроме гимения, составляет бесплодная часть, состоящая из рыхлого или плотного переплетения гиф. Часто сверху плодовое тело покрыто кожицей, состоящей из гиф с окрашенной оболочкой, что придает характерную окраску плодовому телу. У некоторых видов оболочки гиф кожицы легко ослизняются, особенно в сырую погоду, например у *маслят* (Suillus). Иногда в плодовых телах гименомицетов имеются гифы, содержащие белый млечный сок, например у грибов рода *млечников* (Lactarius), или смолы, как у некоторых трутовиковых грибов.

Гименомицеты широко распространены и встречаются почти везде. Большинство видов этой группы — сапрофиты. Они обитают на валежнике и мертвой древесине — это значительная часть трутовых и телефоровых грибов. Живут на листовом опаде и почве. Это рогатиковые, ежовиковые, многие шляпочные грибы. Их роль в природе — разложение растительных остатков. Многие шляпочные грибы вступают в сложный симбиоз с корнями высших растений, особенно древесных пород, образуя м и к о р и з у. При этом в непосредственный контакт с корнями высших растений вступает грибница, находящаяся в почве. По тому, как осуществляется этот контакт, различают два типа микориз э н д о т р о ф н у ю и э к т о т р о ф н у ю.

У эндотрофных микориз мицелий гриба распространен главным образом внутри тканей корня (в коровой паренхиме) и относительно мало выходит наружу. Корни при этом несут нормальные корневые волоски. Мицелий гриба идет и межклетно и внутриклетно. Типичная эндотрофная микориза характерна для семейства орхидных (Orchidaceae), где она также является для большинства видов облигатной, т. е. семена этих растений не могут прорастать и развиваться в отсутствие гриба. Эндотрофная микориза встречается у многих других травянистых растений, хотя присутствие гриба для развития растения здесь не столь обязательно.

Эктотрофная микориза отличается наличием наружного чехла из гиф на корнях, или она имеет вид плотно переплетенной ткани, одевающей корень. От этого переплетения гиф в окружающую почву простираются свободные гифы. Собственных корневых волосков корень при этом не образует. Гифы гриба проходят между клетками эпидермиса, образуя сеть. Такая микориза характерна для древесных растений и редко встречается у травянистых.

Провести четкую границу между эндотрофной и эктотрофной микоризами трудно. Переходом между ними является эктоэндотрофная микориза, распространенная более часто, чем чисто эктотрофная. Грибные гифы при такой микоризе густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие в его коровую паренхиму. Мицелий идет отчасти межклетно, отчасти внутриклетно, образуя в клетках или клубки гиф, или разветвления, напоминающие гаустории. Клетки корня при этом остаются живыми. Такая микориза встречается у большинства древесных пород.

Микоризу образует большинство растений (за исключением водных), как древесных, так и травянистых (особенно многолетних).

Травянистые растения вступают в микоризный симбиоз с микроскопическими грибами в основном из класса несовершенных грибов (Deuteromycetes), отчасти из класса зигомицетов (Zygomycetes) с мицелием, лишенным перегородок (неклеточным), (род эндогоне — Endogone) и отчасти из класса сумчатых грибов (Ascomycetes). Это грибы родов элафомицес (Elaphomyces) и трюфель (Tuber). Последние роды образуют микоризу и с древесными растениями — буком, дубом и др. Но большинство древесных пород образует микоризу с грибницей шляпочных грибов-макромицетов из класса базидиальных (Basidiomycetes) и группы порядков гименомицетов.

В гименомицетной эктоэндотрофной микоризе древесных пород гриб оплетает корень снаружи и частично проникает внутрь. Здесь он получает от корня углеродное питание, так как сам, будучи гетеротрофом, не может синтезировать органические вещества. Наружные свободные гифы гриба широко расходятся в почве от корня, заменяя последнему корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества (главным образом азотистые). Часть этих веществ поступает в корень, а часть используется самим грибом на построение грибницы и плодовых тел. В клетках корня частично перевариваются и внедрившиеся туда гифы.

Почва леса, особенно в прикорневой зоне деревьев, пронизана грибницей микоризных грибов, а на поверхности почвы появляются многочисленные плодовые тела. Это *подберезовик* (Leccinum scabrum), *подосиновик* (Leccinum aurantiacum), *рыжик* (Lactarius deliciosus) и многие другие шляпочные грибы, встречающиеся только в лесу. Для этих грибов такой симбиоз обязателен. Если их грибница и может развиваться без участия корней дерева, то плодовые тела в этом случае обычно не образуются. С этим связаны неудачи попыток искусственного разведения наиболее ценных съедобных лесных грибов, таких, как *белый гриб* (Boletus edulis).

Белый гриб образует микоризу со многими породами деревьев: березой, дубом, грабом, буком, сосной, елью. Некоторые виды грибов образуют микоризу только с одной определенной породой. Так, *лиственничный масленок* (Suillus grevillei) образует микоризу только с лиственницей.

Для деревьев симбиоз с грибами тоже имеет значение: опыты на лесных полосах показали, что без микоризы деревья развиваются хуже, отстают в росте, они более ослаблены, легче подвержены заболеваниям.

В случае эндотрофных микориз взаимоотношения гриба и высшего растения еще более сложные. В связи с малым контактом гиф микоризного гриба с почвой таким путем в корень поступает относительно небольшое количество воды, а также минеральных и азотистых веществ. В этом случае значение для высшего растения, вероятно, приобретают вырабатываемые грибом биологически активные вещества типа витаминов. Отчасти гриб снабжает высшее растение и азотистыми веществами, так как часть гиф гриба, находящаяся в клетках корня, переваривается ими. Гриб получает углеводы. А в случае микоризы орхидных гриб сам отдает углеводы (в частности, сахар) высшему растению.

В заключение надо отметить, что микоризный симбиоз — явление очень сложное, не укладывающееся в какую-то определенную схему. Эти взаимоотношения также часто зависят от окружающих условий.

Среди сапрофитных гименомицетов есть домовые грибы, это — семейство *кониофоровых* (Coniophoraceae). Кониофоровые грибы, разрушая при определенных условиях (повышенная влажность и плохая аэрация) обработанную древесину деревянных сооружений, наносят большой ущерб.

Есть среди гименомицетов и паразиты. Это часть трутовых грибов, поселяющихся на живых деревьях. В качестве примера можно привести *корневую губку* (Fomitopsis annosa), паразитирующую на соснах и елях, а среди шляпочных грибов — широко известный *опенок осенний* (Armillariella mellea), который поселяется на корнях и в стволах живых деревьев и быстро губит их.

Некоторые гименомицеты имеют очень своеобразные места обитания. Так, *лесной шампиньон* (Agaricus silvaticus) часто вырастает на муравейниках. В Бирме описан шляпочный пластинчатый гриб, который поселяется на муравейниках крупных белых муравьев. При этом грибница его в массе развивается в глубине и при основании муравьиных куч и, очевидно,

служит для муравьев в качестве запаса питания, а плодовые тела выходят на поверхность большими группами и считаются наиболее ценными съедобными грибами для местного населения.

Цикл развития гименомицетов сходен с общей схемой развития базидиальных грибов (рис. 154). Плодовые тела их, так же как и грибница, пронизывающая субстрат, состоят из дикариофитных гиф. Только молодые базидии, базидиоспоры и развившийся из них и существующий небольшой период мицелий гаплоидные. Очень быстро мицелий становится двухъядерным — дикариофитным — за счет слияния его клеток, начинает интенсивно разрастаться в субстрате и образовывать плодовые тела. Среди гименомицетов преобладают гетероталличные (раздельнополые) виды, когда для слияния двух клеток при образовании дикариотичного мицелия должны встретиться гифы, выросшие из разных базидиоспор. В случае гомоталличных видов, которых значительно меньше, могут сливаться клетки одного и того же гаплоидного мицелия.

Гименомицеты очень широко распространены в природе. Мы встречаем их и в лесу, и на лугах, и в степях. Растут они даже в сухих степях — так называемый *степной «белый гриб»* (Pleurotus eryngii), и даже в полупустынях и пустынях. Характерный пустынный вид — шампиньон Бернара — поселяется, казалось бы, на таком малоподходящем субстрате, каким являются пустынные такыры, асфальтоподобную корку которых плодовые тела этого гриба пробивают, появляясь на свет.

Развиваются гименомицеты и на почве, и на деревьях, и на разнообразнейших растительных остатках. Они широко распространены по всему земному шару от острова Шпицберген на севере до Огненной Земли в южном полушарии. Именно к гименомицетам относятся те немногие виды грибов, которые человек научился выращивать как сельскохозяйственные растения. Наиболее широко из них распространен известный культивируемый *шампиньон двуспоровый* (Agaricus bisporus), который выращивают в больших масштабах промышленным способом более чем в 30 странах мира. Выращивают также ряд других пластинчатых грибов, например *шиитаке* (Lentinus edodes) — гриб, культивируемый более 2000 лет в странах Юго-Восточной Азии, особенно в Японии, на древесине лиственных пород. Кроме того, известны грибы *вольвариелла съедобная* (Volvariella esculenta), выращиваемая в Китае и Индокитае на грядках из рисовой соломы; *вешенка* (Pleurotus ostreatus) и *летний опенок* (Kuehneromyces mutabilis), выращивание которых разработано и осуществляется в странах Восточной и Центральной Европы, а также некоторые другие. С другой стороны, многие гименомицеты, особенно трутовые и кониофоровые (домовые) грибы, разлагая древесину, наносят вред хозяйственной деятельности человека. Таким образом, и в природе, и в жизни человека гименомицеты играют значительную роль.

Группа порядков гименомицетов объединяет собственно два порядка: порядок непластинчатых, или афиллофоровых. грибов (Aphyllophorales), имеющих плодовые тела с гименофором различного типа, кроме пластинчатого (гладкий, складчатый, шиповатый, трубчатый); порядок пластинчатых, или агариковых (Agaricales), грибов, плодовые тела которых состоят почти всегда из шляпки и ножки и имеют пластинчатый гименофор. Сюда же относятся грибы с мягкомясистыми плодовыми телами и трубчатым гименофором, такие, как *белый гриб* и его ближайшие родственники (род Boletus); *подберезовики* (род Leccinium), *маслята* (род Suillus) и др.

Порядок афиллофоровых объединяет 11 семейств, а порядок агариковых — 15 семейств.

ПОРЯДОК АФИЛЛОФОРОВЫЕ (APHYLLOPHORALES)

Афиллофоровые грибы — второй по количеству видов порядок гименомицетов, не менее распространенный в природе, чем агариковые грибы (стр. 260). Внешний вид и микроскопическое строение плодовых тел афиллофоровых грибов очень варьируют как у представителей различных семейств, так нередко и у различных видов одного рода.

Нетрудно отличить афиллофоровые грибы от всех других базидиомицетов: базидия у них всегда нераздельная, без перегородок; гименофор может иметь различные формы, но обычно не бывает пластинчатым, как у агариковых грибов, хотя есть исключения — некоторые трутовые грибы имеют пластинчатый гименофор, но в этом случае плодовые тела жесткокожистые или деревянистые (у агариковых плодовые тела, как правило, более или менее мясистые).

Афиллофоровые грибы — сапрофиты, изредка паразиты травянистых растений и деревьев или микоризообразователи. Мицелий погружен в субстрат — в древесину, гумусовый слой почвы и т. п. Гифы мицелия хотя и многочисленные, но малозаметные, обыкновенно небольшого диаметра (2—10 *мкм*), бесцветные или слегка окрашенные, только у сравнительно малого количества видов образуют грибные шнурочки. У видов, обитающих в гниющей древесине, нередко образуются грибные пленки.

Плодовые тела образуются обыкновенно через несколько месяцев или даже несколько лет

после начала развития мицелия. В разнообразии форм плодовых тел можно различить пять типов:

плодовые тела прямостоящие, булавовидные, цилиндрические или разветвленные. Такое плодовое тело имеет более или менее хорошо выраженную стерильную ножку; остальная часть плодового тела покрыта гимением — слоем базидий, на котором образуются базидиоспоры;

шляповидные плодовые тела с центральной или эксцентрической ножкой. Нижняя сторона шляпки или покрыта гладким гимением, или развивает так называемый г и м е н о ф о р — выросты различного строения, служащие для увеличения спороносящей площади (г и м е н и я). У различных представителей афиллофоровых грибов гименофор различный: то это радиально расположенные складки, то тесно расположенные вертикально висящие шипы, то неправильные бугорочки-бородавки, а у многих родов и видов — правильный слой вертикальных трубочек с общими стенками;

блюдцевидные или чашевидные плодовые тела, носящие гимений во внутренней полости чашки;

распростертые плодовые тела наименее заметные. Они состоят из слоя переплетенных гиф на субстрате (п о д с т и л к а) и расположенного на этой подстилке гименофора. Последний состоит из трубочек, шипов, бородавочек, складок, но у многих видов он вполне или почти гладкий. Такие плодовые тела наблюдаются почти во всех семействах афиллофоровых грибов;

шляповидные плодовые тела полукруглые, вееровидные, почковидные или продолговатые, прикрепленные боком или зачаточной боковой ножкой; то они тонкие, то толстые, иногда подушковидные или копытовидные. Имеются переходные формы к распростертым — такие называют распростерто-отогнутыми. Гименофор может быть таким же различным, как и у предыдущей группы.

Не менее сложно и микроскопическое строение плодовых тел. Ткань шляпки (подстилки) состоит из переплетенных гиф, которые у различных представителей неодинаковы. Различают генеративные, скелетные и связывающие гифы; если первые из них наблюдаются у всех видов, то остальные — только у некоторых групп. Гимений состоит из базидий, многочисленных б а з и д и о л (молодые или недоразвивающиеся базидии), г и ф и д (окончания гиф), а нередко и специальных стерильных клеток — цистид, глеоцистид, щетинок (рис. 159). Базидии обыкновенно с 4, реже с 2, 6 или 8 спорами. Споры бесцветные или окрашенные, с гладкой или шиповатой, бородавчатой оболочкой, неамилоидные или амилоидные.

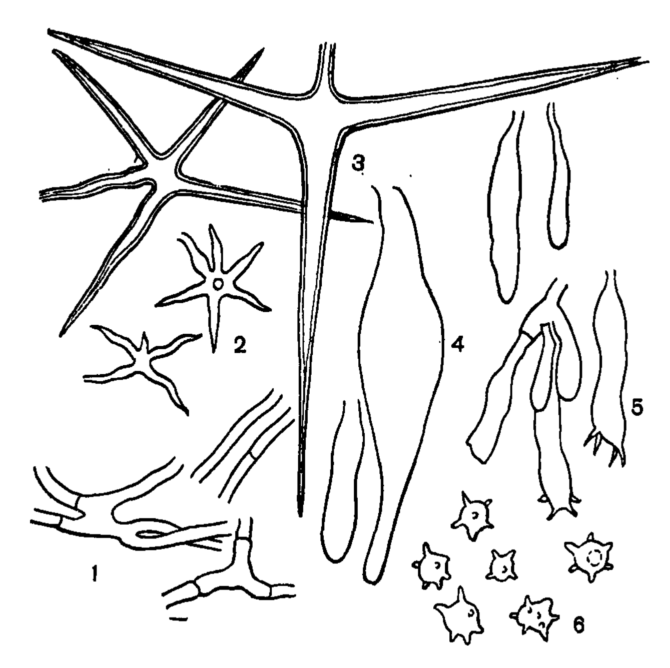


Рис. 159. Элементы гимения афиллофоровых грибов:
1 — глеоцистида; 2 — гифида; 3 — щетинка; 4 — различные типы цистид; 5 — базидии; 6 — споры.

В порядке известно не менее 1000 видов (по сведениям других авторов, не менее 3000—4000). Большинство видов — сапрофиты на древесине, лесном опаде; целый ряд видов обитает на гумусе; многие — на живых деревьях; немногочисленные виды считают микоризообразователями, а редкие виды являются паразитами травянистых растений. Афиллофоровые грибы широко распространены всюду; больше всего их в лесной зоне, где играют важную роль в процессе разложения древесины. Известны и многие виды, вызывающие гниль обработанной древесины, построек и сооружений.

Еще два десятка лет назад классификация афиллофоровых грибов основывалась на применении макроскопических признаков (строение плодового тела, строение гименофора). В настоящее время известно, что виды даже одного рода могут иметь такие плодовые тела, которые раньше считали характерными для различных семейств.

Наиболее известная группа афиллофоровых грибов — трутовые грибы, с которых и начинаем обзор семейств. Выделение их производится на основе комплекса макро- и микроскопических признаков.

ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ

Трутовые грибы в подавляющем большинстве — разрушители древесины, причем во многих случаях именно они оказываются перво-

причиной поражения и последующей гибели живых деревьев. Вегетативное тело гриба (мицелий) развивается и функционирует в древесине живых или мертвых стволов, корней, пней, а реже — в ветвях деревьев и кустарников.

Гифы у трутовых грибов, как правило, тонкие (диаметром 2—5 *мкм*), бесцветные, изредка буроватые, иногда с более или менее многочисленными пряжками и всегда с поперечными перегородками (септированный мицелий). Вегетативный мицелий способствует распространению грибов в субстрате и их питанию.

Живой мицелий грибов содержит обычно более 90% воды, которую теряет при высушивании. Плодовые тела, особенно с ди- и тримитической гифальной системой, несколько менее водянисты, но процент воды в них все же высок.

Минеральное питание трутовиков как дереворазрушающих грибов определяется характером субстрата. Древесина растущего дерева относительно бедна золой, содержание которой колеблется в пределах 1% массы сухого вещества. Вследствие этого требования трутовиков к минеральным элементам питания очень малы. В золе грибов обычно много P_2O_5 (до 40—50%), содержание K_2O достигает 20—30%. Остальные элементы представлены единицами процентов или их дробями. Увеличение общей концентрации минеральных веществ в субстрате влияет на содержание золы в грибах, вызывает интенсивный рост и более мощную разрушительную деятельность.

Азот как важнейший элемент питания в органических соединениях более доступен для трутовых грибов, чем минеральный (в виде нитратов и солей аммония). С увеличением азота в древесине возрастают скорость роста грибов и интенсивность их деятельности. Например, древесина, пропитанная 1%-ным раствором пептона, разлагается *рядовым трутовиком* (Coriolellus serialis) на 50% и больше, чем контрольная. Рост и активность дереворазрушающих грибов в большой степени зависят от содержания азотных соединений в субстрате. Гифы проникают в древесину прежде всего по сердцевинным лучам и в них же больше всего разрастаются, поскольку сердцевинные лучи содержат основную массу азотных соединений. Поглощение азота, связанного в неорганическом ионе, зависит от реакции субстрата и от характера амфолитических цитоплазматических белков, так как в среде более кислой, чем оптимальная, белки цитоплазмы некоторых грибов проявляются как катионы, в менее кислой — как анионы.

Важной составной частью питания грибов, особенно патогенов живых деревьев, служат вещества витаминного характера и стимуляторы роста. Некоторые трутовики, например ложный осиновый, быстро отмирают после рубки ствола, несмотря на то что химический состав древесины, ее физическое состояние и прочие условия сохраняются, но прекращается синтез этих веществ.

Грибы как гетеротрофные организмы получают энергию только в процессе респирации (дыхания), выделяя углекислый газ и воду. Трутовым грибам присущ аэробный тип дыхания. Достаточное поступление кислорода воздуха и одновременный отвод продуктов дыхания являются важным условием для возникновения гнили в растущем дереве. С точки зрения физиологического состояния древесины для деятельности грибов самым подходящим является ядро, которое у растущих деревьев, как правило, заражается.

Рост грибов и выделение ими углекислоты зависят от давления кислорода в атмосфере и от температуры. При меньшем давлении кислорода чем 1,5 *атм* и температуре 17,5° С гриб перестает расти и его обмен приобретает анаэробный характер. Нижняя граница аэробного дыхания зависит от температуры: при 29,5° С обмен веществ уже меняется при давлении кислорода 1,5 *атм*. В условиях анаэробного дыхания выделение углекислоты прямо пропорционально давлению кислорода. В таких условиях изменяется весь обмен веществ гриба, весь набор его ферментов. Например, *кориолус многоцветный* (Coriolus versicolor) может выделять фосфатазу и мутазу и вызывать спиртовое брожение.

Целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие грибы потребляют целлюлозу или лигнин, благодаря чему древесина приобретает красновато-бурую или светлую окраску. Посветление древесины при разложении лигнинразрушающими грибами вызвано окислительными ферментами, которые выделяют грибы в древесину. Потемнение древесины, вызванное целлюлозоразрушающими грибами, зависит от веществ гумусового характера. Некоторые дереворазрушающие грибы выделяют также пигменты, окрашивающие древесину в иные тона. Подобным образом корневая губка в первой стадии разложения окрашивает древесину в оттенки фиолетового цвета. У дереворазрушающих грибов встречается и изменение окраски гиф. Та же корневая губка образует в трахеидах бесцветные гифы. В сердцевинных лучах гифы бурого цвета и вызывают буровато-фиолетовое окрашивание.

Считают, что выделение грибами пигмента связано с недостатком органического или неорганического азота. Это доказывается тем, что на средах с достаточным количеством азота пигмент не выделяется, а в естественных условиях выделение пигмента в массу клеточных

оболочек наступает только после определенного времени (когда израсходованы все азотсодержащие питательные вещества в сердцевинных лучах). Однако корневая губка выделяет пигменты как раз при достаточном количестве азота (в сердцевинных лучах), а при переходе в трахеиды, практически не содержащие азота, выделение пигмента прекращается.

Питание и метаболизм трутовых грибов зависят от свойств субстрата или физиологического состояния хозяина.

Бóльшая часть веществ, необходимых грибам для питания, находится в нерастворимом состоянии, особенно это касается источников углеродного питания. Поэтому огромную роль в жизни грибов играют энзимы, или ферменты, переводящие различные соединения из нерастворимого состояния в растворимое.

Основное значение в разложении древесины имеют экзоферменты, выделяемые грибом в древесину. Продукты ферментативного расщепления доступны грибам и являются для них источником питания и энергии. Эндоферменты не выделяются в субстрат. Оставаясь внутри живых клеток, они обеспечивают их внутренние метаболические процессы. В субстрат они попадают как продукты разложения самой грибной клетки.

Для трутовых грибов как разрушителей древесины наиболее важным экзоферментом следует признать целлюлозу. Все без исключения дереворазрушающие грибы обладают способностью разлагать целлюлозу, ибо этот фермент есть в клетках всех трутовиков.

Наивысшая активность большинства ферментов наблюдается у целлюлозоразрушающих грибов. У лигнинразрушающих грибов наряду с гидролитическими ферментами существуют также специфические ферменты — оксидазы. Из этой группы ферментов наиболее распространены тирозиназа, встречающаяся у некоторых дереворазрушающих и напочвенных агариковых грибов, лакказа и особенно пероксидаза. Очень много пероксидазы выделяют грибы из рода *феллинус* (Phellinus), особенно *ложный трутовик* (P. igniarius). Грибная пероксидаза выделяется только вегетативным мицелием и не отмечена в плодовых телах.

Установлено, что проба на оксидазу может считаться надежным критерием при разделении грибов на целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие. Случаи нечеткого проявления реакции представляют исключение, причем наблюдаются не у трутовых грибов.

Деятельность экзоферментов играет основную роль не только в питании, но и в распространении трутовых грибов по субстрату. Проникновению в клетку гифы дереворазрушающего гриба предшествует растворение клеточной оболочки

Рис. 160. Ложный осиновый трутовик (Phellinus tremulae).

экзоферментами гриба. Отверстие, образующееся в оболочке древесной клетки, всегда несколько шире, чем диаметр гифы. Никогда мицелий трутовиков не распространяется в древесине, разрушая ее механическим давлением. Гифы могут проникать в клетки древесины, растворяя оболочку в любом месте. В зависимости от ферментативного комплекса трутовые грибы способны вызывать бурую деструктивную или белую коррозионную гниль.

Целлюлозоразрушающие грибы, не вырабатывающие оксидаз, вызывают деструктивную гниль. Древесина в начальной стадии разрушения изменяет окраску от красноватой до ржавокрасной и, наконец, становится темно-бурой от освобожденного лигнина, хрупкой, легко ломающейся и крошащейся, заметно теряет в объеме и массе. Часто в конечной стадии разрушения древесина растрескивается на крупные или мелкие призматические кусочки. В зависимости от оттенка разрушаемой древесины деструктивная гниль делится на группы красной и бурой. Из широко распространенных трутовиков деструктивную гниль вызывают *заборный трутовик* (Gloeophyllum sepiarium), *белый домовый гриб* (Coriolus vaporarius), *рядовой трутовик* (Coriolellus serialis), *пахучий трутовик* (Osmoporus odoratus) и др.

Лигнинразрушающие грибы, вырабатывающие оксидазы, разлагают и целлюлозу, и лигнин. Иногда в начальной стадии разложения древесина может временно потемнеть, вообще же она светлоокрашенная, отчего и гниль носит название белой. Влияние различных видов лигнинразрушающих грибов на древесину неодинаково, отчего различается и внешний вид поражения. Иногда древесина белеет равномерно по всей пораженной части, иногда появляются только светлые полосы или ячейки, заполненные неразложившейся целлюлозой (ямчатая гниль). В конечной стадии гниения древесина становится мягкой, волокнистой, часто расслаивается параллельно годичным кольцам,

Рис. 161. Серно-желтый трутовик (Laetiporus sulphureus).

Рис. 162. Сосновая губка (Phellinus pini).

иногда крошится, теряет в массе, но ее объем не уменьшается, поэтому призматического растрескивания не происходит. Ямчатую гниль часто называют также пестрой или куропатчатой.

Белую коррозионную гниль вызывает широко распространенный в наших лесах *плоский трутовик* (Ganoderma applanatum, рис. 163), а также многие грибы родов *инонотус* (Inonotus) и *феллинус* (Phellinus). Пестрая гниль характерна при поражении древесины *сосновой губкой* (Phellinus pini, рис. 162), или *корневой губкой* (Fomitopsis annosa).

Некоторые трутовики вызывают поражение древесины, не укладывающееся в классическое понимание коррозионной или деструктивной гнили. Этот тип поражения носит специальное название прелости (задыхания) древесины лиственных пород и вызывается так называемыми штабельными грибами. Задыхание начинается весной или летом, т. е. в теплое время года, с характерного побурения древесины. Побурение начинается с торцов бревна, часто с двух сторон, и в виде конуса продвигается к центру. Затем, как правило, оба конуса сливаются. Прелость — сложный биологический процесс постепенного отмирания древесины (понятие прелости впервые четко разработано А. Т. Вакиным). Первая его стадия — побурение древесины — еще не связана с заражением грибами. Вторая стадия — подпар — уже связана с заражением грибами, древесина имеет не ровную окраску, а полосами, более светлыми, но не белыми. Вторая грибная фаза соответствует третьей фазе разрушения и называется «мраморная гниль» или просто «мрамор». Конечная фаза прелости — мягкая гниль — хорошо заметное на глаз и на ощупь разрушение древесины. Из трутовиков такой тип гнили вызывает *настоящий трутовик* (Fomes fomentarius, табл. 29) и грибы рода Coriolus.

Взаимоотношения грибов в процессе разложения древесины определяются тем, что гриб, способный разлагать здоровую древесину, подготавливает субстрат для следующего вида. При этом надо помнить, что в процессе истощения питательных веществ гриб, поселившийся первым, становится менее жизнеспособным, тогда как тот, для которого частично разложившаяся древесина является оптимальной средой, приобретает наиболее благоприятные условия для развития и он сравнительно легко вытесняет своего предшественника. По данным Рипачека, такой парой являются, например, *окаймленный трутовик* (Fomitopsis pinicola) и *пахучий трутовик* (Osmoporus odoratus). Первый гриб поселяется на здоровых пнях, иногда даже на живых деревьях. Пахучий трутовик разрушает древесину значительно медленнее, но, как показывают опыты, после месяца развития окаймленного трутовика активность пахучего трутовика на подготовленной древесине значительно возрастает. Однако следует учитывать, что изменение температурно-психрометрических условий изменяет метаболизм грибов, а следовательно, и возможную последовательность развития их.

Размножение трутовых грибов осуществляется преимущественно базидиоспорами. Конидиальная стадия (например, у Tyromyces seri-

ceomollis, Abortiporus biennis) и образование хламидоспор (например, Laetiporus sulphureus, Inonotus heinrichii) наблюдаются чрезвычайно редко.

Базидиоспоры образуются на базидиях. Последние развиваются в гимениальном слое на плодовых телах.

Мицелий трутовых грибов развивается внутри субстрата, в древесине, тогда как плодовые тела всегда образуются на поверхности субстрата, что позволяет базидиоспорам распространяться токами воздуха.

Плодовые тела трутовых грибов довольно крупные, хотя в некоторых случаях они не превышают 1 *см* диаметром, а иногда достигают всего несколько миллиметров. По форме плодовые тела трутовых грибов можно разделить на следующие основные категории: резупинатные, или распростертые; распростерто-отогнутые, или латерально (боком) прикрепленные, дифференцированные на шляпку и ножку. (табл. 28).

Распростертые плодовые тела имеют вид пленки или пластинки, в большей или меньшей степени плотно приросшей к субстрату и повторяющей особенности его поверхности. Край такого плодового тела может быть плотно приросшим и сходящим на нет, или приподнятым в виде толстого валика, или срастание его с субстратом неплотное, в этом случае при высыхании край отгибается и заворачивается, или по краю, особенно на вертикальном субстрате, образуются наплывы, напоминающие зачаточные боковые шляпки.

Сидячие плодовые тела имеют копытовидную или консолевидную, иногда языковидную форму без ножек, прикреплены боком или широким, нередко суженным основанием, в котором нетрудно угадать прототип боковой ножки. Плодовые тела сидячего типа наименее пластичны, но все же и у них имеются переходы к группе плодовых тел со шляпкой и ножкой, например *серно-желтый трутовик* (Laetiporus sulphureus) или грибы рода *пиптопорус* (Piptoporus), или к группе распростерто-отогнутых плодовых тел, например некоторые грибы рода *фомитопсис* (Fomitopsis), особенно *окаймленный трутовик* (F. pinicola). Типичные сидячие плодовые тела имеют грибы рода *спонгипеллис* (Spongipellis), *щетинистоволосый трутовик* (Inonotus hispidus), *настоящий трутовик* (Fomes fomentarius) (табл. 29).

У некоторых трутовиков суженное основание прикрепленных боком плодовых тел вытягивается в более или менее длинную боковую ножку, длина которой часто зависит от положения субстрата. *Трутовик Швейница* (Phaeolus schweinitzii), например, у основания стволов и на корнях деревьев образует формы с зачаточной и даже заметно развитой ножкой, тогда как на вертикальном субстрате способен образовывать сидячие плодовые тела. То же относится к некоторым видам рода *ганодерма* (Ganoderma), особенно к G. resinaceum. В то же время другой вид этого рода — *лакированный трутовик* (G. lucidum, рис. 165) — всегда образует заметную боковую ножку, хотя и варьирующей длины. Центральную или эксцентрическую, реже боковую ножку образуют также представители не-

Рис. 163. Плоский трутовик (Ganoderma applanatum).

Рис. 164. Кориолус многоцветный (Coriolus versicolor).

которых родов трутовых грибов в широком смысле, обитающие на древесине (роды полипорус, бондарцевия) или на почве (роды альбатреллус, болетопсис). Грибы рода *грифола* (Gryfola) образуют многочисленные боковые или центральные шляпки на разветвленном пеньке.

В пределах каждой из перечисленных основных форм плодовых тел можно наблюдать множество переходов и видоизменений, так что точное описание формы плодового тела трутовых грибов, по существу, невозможно. Например, резупинатные плодовые тела в зачаточном состоянии имеют, как правило, более или менее округлую форму, но затем разрастаются, следуя преимущественно поверхности субстрата, так что могут быть сильно вытянутыми, почти линейными, более или менее овальными, с неправильными очертаниями.

Плодовые тела образуют непрерывную гамму переходов из одной формы в другую. В пределах одного семейства и даже рода могут наблюдаться разнообразные по форме плодовые тела.

Размеры плодовых тел трутовиков сильно колеблются в зависимости от погоды и положения и состояния субстрата. Но и здесь наблюдаются известные границы варьирования, особенно в отношении предела максимума. Наименьшие плодовые тела достигают 0,5—1 см в диаметре, например некоторые грибы рода *тиромицес* (Tyromyces) — *тиромицес Лоу* (T. lowei). Наиболее крупные достигают 0,5—1 *м* диаметром, например плоский трутовик или настоящий трутовик, и массы до 10 *кг*. Распростертые плодовые тела иногда вытягиваются по субстрату (валежному стволу или бревну) на 1—1,5 *м*. Однако это крайние пределы, а в среднем, диаметр плодовых тел трутовиков бывает 5—25 *см*.

Консистенция ткани плодовых тел определяется их анатомическим строением и расположением гиф. У трутовиков наблюдаются плодовые тела пленчатой, восковидной, субжелатинозной, мясистой, кожистой, пробковой, деревянистой, губчатой или волокнистой консистенции, со всеми переходами между этими основными категориями.

В некоторых случаях плодовые тела имеют двухслойную ткань, причем верхний слой шляпки состоит обычно из рыхлой, губчатой ткани, а нижний, примыкающий к трубочкам,— из более плотной и компактной, иногда субжелатинозной ткани.

Окраска плодовых тел трутовых грибов весьма разнообразна, причем цвет ткани, заметный на поперечном разрезе плодовых тел, часто отличается от окраски верхней и нижней поверхности.

Ткань в большинстве случаев белая или светлая — древесинно-желтая, кремовая, розоватая, но имеется большая группа трутовиков со щетинками в гимениальном слое (стр. 241), ткань которых окрашена в оттенки бурого цвета. Сравнительно немногочисленные трутовики характеризуются яркой, киноварно-красной, оранжевой, желтой, глинистой окраской ткани, причем они, как правило, легко группируются в отдельные роды.

Поверхность латерально прикрепленных или имеющих ножку плодовых тел, т. е. поверхность шляпки, может быть покрыта плотной, иногда лакированной или матовой коркой или тонкой, пергаментообразной кожицей, либо часто совсем лишена специального покрова (кутикулы). Однако такая «голая» поверхность не однотипна, она может быть морщинистой, концентрически-бороздчатой, что связано с неравномерным ростом плодового тела, бархатистой, войлочной, волосистой или грубощетинистой, причем покровы шляпки могут изменяться с возрастом: опушение или щетинистость пропадает и т. п. Окраска поверхности различается от белой и светлой (сероватой, бледно-кремовой, древесинно-желтой) до бурой, черной или различных ярких оттенков, причем цвет ткани и поверхности очень редко совпадает. Часто поверхность окрашена зонально, концентрично чередующимися более темными и более светлыми зонами, причем можно наблюдать различные оттенки бурого, коричневого, серого, желтого, оранжевого цветов. При высыхании яркая окраска часто выцветает, бледнеет или плодовое тело становится грязноватым, покрывается неопределенными бурыми или желтыми пятнами или полностью темнеет.

Такие же изменения наблюдаются в окраске гименофора. Гименофор чаще бывает белым или светлоокрашенным, но нежные оттенки розового, желтоватого, лиловатого цветов при высушивании часто изменяются на грязно-серые или темные.

По форме гименофор трутовиков чаще всего трубчатый, т. е. состоит из более или менее длинных, слоистых или однослойных трубочек, плотно сросшихся боками. В некоторых случаях трубочки расщепляются, образуя лопатообразные выросты или шипы, как у *церрены одноцветной* (Cerrena unicolor) или у *ирпекса млечного* (Irpex lacteus), или недоразвитие боковых стенок трубочек привело к образованию лабиринтовидного (дедалеевидного, по названию характерного гименофора рода *дедалея*) или пластинчатого (лензитесовидного — по названию рода *лензитес*) гименофора. Интересно, что трубчатый гименофор может образовывать ежегодно новые слои у многолетних видов, тогда как пластинчатый или дедалеевидный

гименофор всегда однослойный, причем при развитии в течение нескольких лет пластинки удлиняются, но не образуют нового слоя.

В тропиках растут грибы из родов *цикломицес* (Cyclomyces) и *циклопорус* (Cycloporus), имеющие концентрически-пластинчатый гименофор (в отличие от радиально-пластинчатого гименофора рода лензитес).

Исключение из общего правила составляют плодовые тела печеночницы обыкновенной. Буро-красные, пропитанные красноватым соком, мясистые, языковидные шляпки этого гриба довольно часто встречаются на дубах в лесостепной зоне и на Кавказе. Трубочки в плодовых телах этого гриба — не сросшиеся боками, как у всех остальных трутовиков, а только сближенные, причем каждая развивается на особом основании. В этом случае мы имеем дело с лжетрубочками, представляющими собой на самом деле плодовые тела цифеллоидного типа, объединенные общим основанием — подстилкой, которая в процессе эволюции переместилась в верхнюю часть плодового тела, став так называемой субикулярной (подстилочной) шляпкой.

Анатомическое строение плодовых тел трутовых грибов довольно просто, так как они целиком состоят из гиф и не имеют других типов дифференциации клеток. Однако и при таком простом строении наблюдаются различные способы дифференциации в строении и расположении гиф, что позволяет судить о направлении эволюционного процесса.

В плодовых телах трутовиков обнаружены три основных типа гиф, названных генеративными, скелетными и связывающими.

Морфологические признаки в пределах каждого типа гиф довольно однообразны.

Половое размножение трутовых грибов осуществляется базидиоспорами, развивающимися на базидиях. Для трутовых грибов наиболее характерны булавовидные базидии, реже встречаются мерулиусовидные (у видов с бесцветными гифами и маленькими аллантоидными спорами, род *глеопорус* — Gloeoporus) и сотовидные (у некоторых видов со щетинками в гимениальном слое). Базидии и базидиоспоры по сравнению с другими элементами в строении плодовых тел наименее изменчивы, им придается большое значение в систематике.

Кроме базидий, в гимении иногда развиваются некоторые стерильные элементы: щетинки, цистиды, цистидиолы.

Щетинки — это особые толстостенные выросты гиф, развивающиеся в субгимении и выступающие между базидиями. Встречаются они только у представителей семейства гименохетовые (Hymenochaetaceae). В гимении грибов рода *гименохете* (Hymenochaetae), не имеющем трубочек, щетинки выполняют защитную функцию, тогда как у трутовиков с трубчатым гименофором, очевидно, щетинки становятся рудиментом.

У представителей других семейств трутовых грибов время от времени наблюдаются цистиды или цистидиолы. Цистиды — это тонко- или чаще толстостенные булавовидные или бутыльчатовидные окончания скелетных или генеративных гиф, выступающие в гимении между базидиями. Функция цистид до настоящего времени неясна, скорее всего она носит экскреторный характер, особенно если речь идет о цистидах, берущих начало из генеративных гиф. Цистиды, как и щетинки, развивающиеся из скелетных гиф, несомненно, имеют чисто механические, защитные функции или играют роль распорок между базидиями.

Цистидиолы — тонкостенные аналоги цистид или базидий, выполняющие определенные физиологические функции, точное назначение которых еще не выяснено. Кроме того, в гимении наблюдаются иногда базидиолы — недоразвитые стерильные базидии, рассматриваемые иногда так же, как аналоги цистидиол. Различия в форме, размерах, степени инкрустированности цистид (сплошная или головчатая инкрустация) достаточно постоянны у отдельных видов, поэтому могут быть использованы как систематические признаки.

Оболочки спор (род Anomoporia), цистид (род Amylocystis), гиф (род Amyloporia) иногда содержат растворимый крахмал и в этом случае проявляют амилоидную реакцию с реактивом Мельцера (под действием иода появляется синее окрашивание). Такая реакция более характерна для некоторых групп, стоящих на более низких ступенях развития, а у трутовиков, только для немногих, сравнительно примитивных представителей.

Прорастая, базидиоспоры образуют первичный мицелий, состоящий из гаплоидных одноядерных гиф. После некоторого, обычно краткого, периода роста и развития два первичных мицелия сливаются с образованием вторичного двухъядерного мицелия, который развивается в древесине, вызывая ее разрушение, и на котором позднее образуются плодовые тела. Среди трутовиков имеются биполярные и тетраполярные виды.

Распространение трутовых грибов в природных условиях определяется рядом факторов, важнейшим из которых служит субстрат, т. е. соответствующая древесная порода в определенном состоянии. Лишь немногие трутовые грибы развиваются на почве, подавляющее большинство приурочено к обитанию на древесине. Как правило, трутовые грибы проявляют избирательность к хвойному или лиственному суб-

страту; узкая (как и слишком широкая) специализация у них бывает редко. Тенденцию к специализации проявляют представители родов *пиптопорус* (Piptoporus), *инонотус* (Inonotus), *феллинус* (Phellinus). В пределах этих родов специализированы преимущественно виды, патогенные для живых деревьев, и значительно реже сапрофиты (пиптопорус). Например, *ложный осиновый трутовик* (Phellinus tremulae) растет только на осине (см. рис. 160), а ложный трутовик (Pigniarius) — на многих лиственных породах, но на каждой из них развивается специализированная форма. *Инонотус скошенный* (Inonotus obliquus), стерильная форма которого широко известна под названием чаги, растет преимущественно на березе; трутовик I. rheades обычен на осине.

Как говорилось ранее, способность некоторых видов развиваться только на живых деревьях связана с их потребностью в витаминах, которые вырабатываются в процессе жизнедеятельности дерева. Очевидно, специализация в смысле приуроченности к отдельным породам также связана со специфическими потребностями в питании.

На живых деревьях развиваются лишь сравнительно немногие трутовики, а бо́льшая часть их поражает исключительно мертвую древесину. Следовательно, наличие соответствующей породы (или пород) — основное условие для нахождения гриба. Однако наблюдения показывают, что границы распространения древесных и кустарниковых пород шире, чем ареалы развивающихся на них дереворазрушающих грибов. Причины этого могут быть различные. Прежде всего имеет значение возраст дерева при заражении живых деревьев. Проникновению спор гриба внутрь древесины препятствует возникновение раневого ядра. Способность к образованию такого ядра более развита в молодом возрасте, ослабевая с годами. Поэтому старые деревья более подвержены заражению грибами. Условия произрастания деревьев, например горные, несколько изменяют анатомические свойства древесины, что тоже может служить препятствием к поражению трутовыми грибами, хотя непосредственное воздействие окружающих условий на гриб также имеет место.

Помимо чисто физиологических условий (например, состояния дерева, условий для проявления того или иного типа метаболизма, ферментативного комплекса), а также экологических условий, благоприятных или неблагоприятных для роста породы или развития гриба, большое значение имеет историко-географический фактор, т. е. является ли данная местность центром происхождения породы-хозяина или гриба и в каком удалении от этих центров находится. Вследствие этого в каждом естественноисторическом районе можно установить (по К. Е. Мурашкинскому) три группы пород по отношению к заражению определенными видами дереворазрушающих грибов: 1) наиболее обычно поражаемая порода (породы); 2) породы хотя и нередко поражаемые, но для которых гриб не является повсеместно обычным засельником; 3) породы, случайно поражаемые и только в тех местностях, где они находятся в непосредственной близости к породам 1 и 2 категорий. Действительно, за исключением некоторых видов, не проявляющих избирательности к субстрату, распространение грибов по породам различается в разных географических зонах. Например, широко известный в европейской части СССР на дубе серно-желтый трутовик в Сибири встречается на лиственнице. Лаковый трутовик, который в Сибири растет также на лиственницах, в Ленинградской области встречается на ели, в меньшей степени на осине и ольхе, а на Кавказе обитает преимущественно на дубе. В то же время плоский трутовик и в европейской части СССР, и в Сибири чаще всего встречается на березе и осине.

Наличие подходящего субстрата обусловливает в первую очередь распространение трутовых грибов по типам леса и другим типам местообитаний. В остальном, кроме фактора состояния древесного субстрата (жизнеспособное дерево, угнетенное, сухостой, валеж и т. д.), наибольшее значение имеют основные экологические факторы: температура, влажность, в меньшей степени освещенность.

Температурные границы, при которых способен развиваться гриб, различны не только для разных видов, но даже для разных частей грибного организма: спор, грибницы, плодовых тел.

В естественных условиях мицелий дереворазрушающих грибов всегда многолетний, поскольку он развивается внутри древесины, т. е. в более или менее стационарных условиях. Этого нельзя сказать о плодовых телах, растущих на поверхности и подверженных в первую очередь прямому влиянию окружающей температуры. Поэтому плодовые тела, в отличие от мицелия, разделяются по продолжительности существования на три основные категории:

однолетние плодовые тела, развивающиеся в течение одного вегетационного периода, причем продолжительность их существования длится от 1,5—2 недель до 4 месяцев;

однолетние зимующие плодовые тела, способные перезимовывать и возобновлять спороляцию в следующем сезоне, обычно сохраняющие жизнеспособность только после мягких зим;

многолетние плодовые тела, существующие в течение многих лет, причем новый гименофор

их может нарастать ежегодно (слоистый гименофор) или новый гимений может развиваться на том же гименофоре (неслоистый гименофор); как правило, плодовые тела со слоистым гименофором существуют более длительные сроки (до 10—15 лет) по сравнению с плодовыми телами, у которых гименофор неслоистый (3—4 года).

Не меньшее значение для развития трутовых грибов имеет влажность. Потребность во влажности субстрата и окружающего воздуха у разных видов неодинакова и для отдельных элементов грибного организма тоже разная. Наивысшая влажность субстрата необходима для прорастания спор.

По отношению к влажности плодовые тела могут быть выделены в основные группы — гигрофилов, мезофилов и ксерофилов.

Для развития грибницы свет не требуется, но плодовые тела при полном отсутствии света или не формируются вовсе, или представляют собой уродливые, часто стерильные образования. В нормальных условиях наиболее теневыносливыми оказываются трутовики с гигрофильными свойствами, а наиболее светолюбивыми — с ксерофильными.

Распространение трутовых грибов по типам местообитаний, таким образом, оказывается в прямой зависимости от наличия определенных пород деревьев (субстрата), а также от соответствующих условий влажности, температуры и освещенности в экологической нише. Дополнительным фактором этого является деятельность человека, которая накладывает отпечаток на состав флоры эксплуатируемых лесов. Немаловажное, хотя обычно недостаточно отмечаемое, влияние на состав флоры имеют взаимоотношения грибов, определяющие сукцессию видов.

В лесных ценозах наибольшее количество видов грибов развивается, естественно, на главной лесообразующей породе. Породы подлеска представляют собой один из главных элементов при выделении типов леса; следовательно, флора дереворазрушающих грибов на них представляет собой главный резерв различий между микофлорой разных типов. Так как из групп грибов, выделенных по отношению к влажности, группа мезофилов самая многочисленная, естественно оказывается, что флора трутовых грибов умеренно влажных типов леса наиболее разнообразна по видовому составу.

В однопородных лесах создаются более благоприятные условия для развития широкого спектра видов, чем в смешанных. Поэтому в чистых типах микофлора более богата и разнообразна, чем в смешанных лесах, где сравнительно небольшое количество видов обильно встречается на всех породах смешанного леса, тогда как специфические для каждой из этих пород виды, как правило, отсутствуют.

Наиболее широкое распространение во многих типах леса имеют грибы с различными сложными типами гифальных систем. Это подтверждает положение о том, что более прогрессивные типы анатомического строения обеспечивают больший диапазон приспособительных возможностей. Некоторое количество видов с мономитическими плодовыми телами (состоящими только из генеративных гиф), развивающимися в течение короткого периода, 2—3 недель, имеют такое же широкое распространение во многих типах леса. Однако микроклиматические условия, сопутствующие им, на редкость однотипны. Поэтому их развитие, особенно массовое, подвержено колебаниям в разные сезоны.

Флора открытых местообитаний отличается от лесной и более близка к флоре вырубок и окрестностей населенных пунктов. Последняя имеет выраженную специфику и отличается отсутствием редких «лесных» видов; обилием широко распространенных видов; преобладанием димитических и тримитических видов; обилием «штабельных» грибов и видов, развивающихся на обработанной древесине.

Специфический состав имеет флора пойм, причем некоторые виды, например *душистый трутовик* (Trametes suaveolens), одинаково часто встречаются в поймах рек Европы и Сибири.

Специфику каждого типа леса составляют трутовики, растущие на основной лесообразующей породе, но не переходящие из типа в тип. Виды грибов на породах подлеска, даже когда они составляют различия для смежных типов, все же нельзя рассматривать как специфические.

Установление видового состава флоры трутовых грибов как основных дереворазрушителей в пределах определенных типов леса может оказать большую помощь лесному хозяйству при выявлении опасных грибных болезней древесных пород и разработке мер борьбы с ними.

Положение трутовых грибов в системе порядка афиллофоровых нельзя рассматривать вне связи с другими группами. В СССР в настоящее время принята наиболее современная и детально разработанная система А. С. Бондарцева и Р. Зингера (1941, 1943, 1953). Порядок разделен на пять подпорядков в зависимости от характера развития плодового тела. Это позволяет выявить эволюционные линии внутри порядка.

В основе выделения семейств, состав которых в свете современных данных несколько пересмотрен, приняты такие признаки, как характер развития плодового тела и особенности микроскопического строения, имеющие значение в эволюции группы.

Рис. 165. Лакированный трутовик (Ganoderma lucidum).

В указанной системе трутовые грибы распределяются по следующим семействам (описанным ниже): фистулиновые (Fistulinaceae), пориевые (Poriaceae), гименохетовые (Hymenochaetaceae), ганодермовые (Ganodermataceae), полипоровые (Polyporaceae), скутигеровые (Scutigeraceae), болетопсидные (Boletopsidaceae), бондарцевиевые (Bondarzewiaceae), кортициевые (Corticiaceae), шизофилловые (Schizophyllaceae), лахнокладиевые (Lachnocladiaceae).

СЕМЕЙСТВО ФИСТУЛИНОВЫЕ (FISTULINACEAE)

В этом семействе известен всего один род *печеночница*, или *фистулина* (Fistulina).

Плодовые тела однолетние, латерально прикрепленные, языковидные или консолевидные, у основания часто суженные, сочные, пропитанные красноватым соком, позднее волокнистые и сухие. Гименофор состоит из свободных, не срастающихся боками трубочек, свисающих с нижней стороны шляпки и представляющих собой отдельные плодовые тела цифеллоидного типа. Гифальная система мономитическая. Гифы ткани состоят преимущественно из коротких, бочонкообразновздутых клеток. Часто наблюдаются латициферы, наполненные оранжево-красным соком. Цистид нет. Споры яйцевидные, бесцветные или светлоокрашенные, гладкие, неамилоидные.

Фистулина встречается на живых стволах дубов и каштана съедобного.

Печеночница обыкновенная (Fistulina hepatica) обитает на живых старых дубах или съедобном каштане, как правило, ближе к основанию ствола. Гниль буроватая, неактивная. Встречается в зонах естественного распространения дуба, но нечасто. Плодовые тела съедобны.

СЕМЕЙСТВО ПОРИЕВЫЕ (PORIACEAE)

Это собственно трутовые грибы. Плодовые тела однолетние или многолетние, распростертые, распростерто-отогнутые, сидячие, иногда с ножковидно-вытянутым основанием, толстые копытовидные или тонкие раковиновидные, различных размеров. Корка на поверхности отогнутых шляпок имеется или отсутствует. Ткань белая, светло или ярко окрашенная, мягкопленчатой, восковидной, желатинозной, мясистой, волокнистой, деревянистой, пробковой или кожистой консистенции. Гименофор трубчатый или пластинчатый. Гифальная система моно-, ди- или тримитическая. Щетинок в гимении нет, цистиды или цистидиолы имеются или отсутствуют. Споры толсто- или тонкостенные, оттянутые или усеченные у основания, различной формы, обычно не крупные, изредка достигающие 10—12 *мкм* длины, бесцветные или почти бесцветные, с гладкой или почти гладкой оболочкой, изредка амилоидные или декстриноидные.

Пориевые грибы обитают на древесине, иногда переходя с нее на другие растительные остатки или на почву.

Род *фибулопория* (Fibuloporia) охватывает несколько видов.

Фибулопория моллюска (Fibuloporia mollusca) встречается на разрушенной древесине многих лиственных и некоторых хвойных (ель, сосна) пород, обычно во влажных смешанных лесах. В Советском Союзе зарегистрирован повсеместно, но встречается довольно редко.

Фибулопория кремовая (F. cremea) обитает на валежных стволах и ветках тополя и ивы, в пойменных лесах Камчатки. Ассоциируется с белой гнилью (табл. 28).

Фибулопория маппа (F. mappa) обитает на валежных стволах хвойных и лиственных пород. В СССР собран только в Ленинградской области. Встречается изредка в Европе и Северной Америке. Ассоциируется с бурой кубической или волокнистой гнилью, пронизанной пленочками мицелия (табл. 28).

Род *глеопорус* (Gloeoporus) объединяет несколько видов.

Глеопорус двухцветный (Gloeoporus dichrous) обитает на гнилых пнях и крупном валежнике лиственных пород, преимущественно березы, осины, ольхи, дуба, бука, изредка на хвойных или на плодовых телах трутовиков. Встречается этот гриб редко, в основном на территории европейской части СССР и на Кавказе. Вне СССР известен в Западной Европе. Вызывает белую волокнистую гниль. Гниение неактивное.

Глеопорус бахромчатокрайний (G. pannocinctus) обитает на валежнике древесины лиственных пород: ольхе, грабе, липе, клене, буке и некоторых других, изредка на хвойных. Встречается чаще в пойменной зоне, но вообще довольно редок. В СССР известен в Прибалтике, на Северо-Западе, на Кавказе. Вне СССР известен в Западной Европе.

Грибы рода *фомитопсис* (Fomitopsis) живут на мертвой древесине, иногда на живых деревьях.

Корневая губка (Fomitopsis annosa) обитает на хвойных, изредка лиственных породах (ольхе, березе, буке), на корнях, выступающих из земли, в комлевой части ствола, часто на живых деревьях. В СССР распространен повсеместно (обильно либо редко). Вызывает пеструю напенную гниль хвойных пород (сосны, пихты, реже ели и кедра). Корневая губка — опасный патоген, вызывающий массовое отмирание деревьев.

Окаймленный трутовик (F. pinicola) — многолетний гриб. Он широко распространен в качестве сапрофита на многих лиственных и хвойных породах в умеренной климатической зоне. Изредка этот трутовик является раневым паразитом ослабленных деревьев. Он довольно активен и может вызвать сплошную гниль.

Розовый трутовик (F. rosea) поселяется на отмерших стволах и пнях почти исключительно хвойных пород, из лиственных отмечен на черешне и вязе. Распространен он по всей территории Союза, но преимущественно в европейской части.

В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке широко распространен другой, близкий к этому виду — *трутовик Каяндера* (F. cajanderi), который вызывает бурую гниль.

Грибы рода *кориолус* (Coriolus) поселяются на лиственных породах, резупинатные формы — на хвойных породах.

Белый домовый гриб (Coriolus sinuosus var. vaporarius) обитает на пнях, стволах и древесине хвойных пород, чаще всего сосны. Он широко распространен как опасный домовый гриб в постройках и вызывает бурую деструктивную гниль. При этом гниение очень активное.

Кориолус красно-бурый (C. cervinus) поселяется на валежнике различных лиственных пород: дубе, ясене, грецком орехе, шелковице, вишне, яблоне, тополе, осине, березе, вязе и других, как исключение — на хвойных. Этот трутовик распространен по всей европейской части СССР и на Кавказе, но преимущественно в южных районах, изредка в Сибири. Он вызывает белую гниль. Гниение активное.

Кориолус волосистый (Coriolus hirsutus) встречается как сапрофит на многих лиственных породах, а как исключение — на ели и пихте. Космополит. Гниль этого трутовика белая, кольцевая. Пораженная грибом древесина распадается на тонкие пластинки по годичным слоям.

Кориолус многоцветный (C. versicolor, см. рис. 164), встречается как сапрофит на многих лиственных породах, в исключительных случаях — на ели. Космополит. Вызывает белую, активно развивающуюся гниль. Этот трутовик типичен на дровах и заготовленной древесине.

Грибы рода *дедалея* (Daedalea) обитают на древесине.

Дубовая губка (Daedalea quercina, рис. 166) — многолетний гриб. Он поселяется на пнях и мертвых стволах широколиственных пород (дуба, бука, каштана), а также на обработанной древесине. Встречается дубовая губка повсеместно как один из самых обычных грибов. Вызывает активно развивающуюся бурую гниль.

Дедалея бугристая (D. confragosa) обитает на различных лиственных породах, особенно иве, березе, ольхе, орешнике. Обычно этот гриб встречается в умеренной зоне европейской части СССР и в Сибири, распространен практически по всей нашей стране. В европейской части преобладает f. rubescens, в Сибири — f. sibirica, на Кавказе и Дальнем Востоке — var. tricolor, хотя возможно во всех этих районах нахождение также других форм и разновидностей. Вне СССР этот трутовик довольно широко распространен в северном полушарии. Он вызывает белую гниль.

Дедалея Диккенса (D. dickensii, рис. 167) обитает на сухостое и валежнике дуба монгольского и березы даурской. Нередко этот гриб встречается в Приморском крае (Дальний Восток). Он вызывает у деревьев белую волокнистую гниль.

Грибы рода *глеофиллум* (Gloeophyllum) поселяются на древесине хвойных и лиственных пород.

Заборный гриб (Gloeophyllum sepiarium) обитает на пнях, валежных стволах и ветвях различных хвойных пород, а также на обработанной древесине, особенно в сооружениях открытого типа (мостах, заборах, сваях, шпалах и т. д.). Он может быть занесен на склады и там

Рис. 166. Дубовая губка (Daedalea quercina). Плодовое тело.

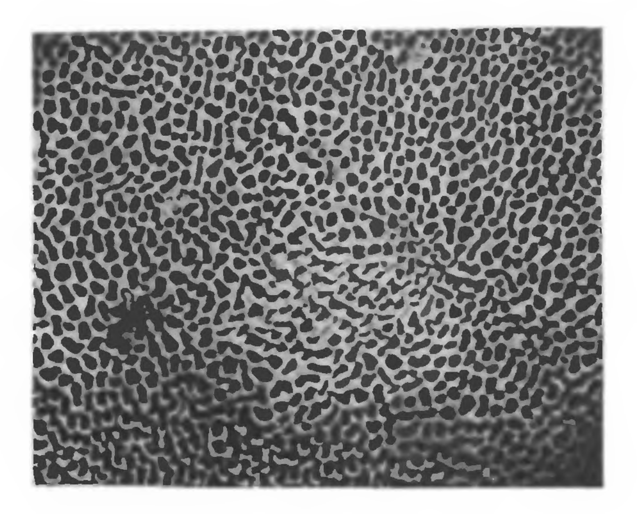


Рис. 167. Дедалея Диккенса (Daedalea dickensii). Гименофор.

развиваться как домовый гриб. В виде исключения встречается на лиственных породах (осине). Распространен этот трутовик повсеместно, преимущественно в северном полушарии. Он вызывает бурую, активно развивающуюся гниль.

Глеофиллум пихтовый (G. abietinum) поселяется на древесине хвойных пород, чаще на ели и пихте. Он распространен практически по всей нашей стране, но встречается редко. Вне СССР гриб найден в умеренной и субтропической зонах Старого Света. Этот глеофиллум вызывает бурую, активно развивающуюся гниль. Он встречается в шахтах и подвалах, на обработанной древесине хвойных (табл. 28).

Глеофиллум бревенчатый (G. trabeum) живет на пнях, валежнике и обработанной древесине лиственных, изредка хвойных пород. В СССР встречается редко, но известен для всех районов, кроме Средней Азии и Дальнего Востока. Кроме того, этот гриб встречается в умеренной зоне северного полушария. Он вызывает бурую деструктивную гниль.

СЕМЕЙСТВО ГИМЕНОХЕТОВЫЕ (HYMENOCHAETACEAE)

Плодовые тела резупинатные, распростерто-отогнутые, сидячие, вееровидные или дифференцированные на шляпку и ножку. Ткань буро окрашенная, чернеющая под действием щелочей (КОН). Гифальная система моно- или димитическая. Пряжки на генеративных гифах отсутствуют. В гимении большинства видов имеются щетинки. Споры часто толстостенные, с гладкой оболочкой, бесцветные или окрашенные.

Гименохетовые грибы встречаются на древесине, а в виде исключения — на почве.

Грибы рода *феллинус* (Phellinus) поселяются на древесине и часто являются патогенами для живых деревьев.

Ложный трутовик (Phellinus igniarius) обитает на живых деревьях, отмерших стволах и пнях большинства лиственных пород, особенно часто на березе, иве, ольхе, тополе.

Ложный трутовик разделяют на ряд специализированных форм, различающихся по макроморфологическим признакам, приуроченности к определенной породе, незначительным микроскопическим особенностям. Возможно, некоторые из этих форм являются самостоятельными видами, как выделенные ранее P. tremulae (на осине), P. robustus (на дубе), P. hartigii (на пихте). Этот гриб встречается практически повсеместно и относится к числу самых обычных грибов. Нередко он развивается на живых стволах и вызывает активно развивающуюся белую гниль, пронизанную черными линиями (табл. 29).

Феллинус ржаво-бурый (P. ferrugineofuscus) встречается на валежных стволах и ветвях хвойных пород, особенно пихты и ели. Встречается гриб по всей территории СССР, в европейской части — редко, а в горных районах Сибири довольно обычен. Вызывает желтоватую гниль с расслоением древесины по годичным слоям.

Трутовик Гартига (P. hartigii) растет на хвойных породах, особенно на пихте, реже — на ели, сосне и тисе.

Распространен этот трутовик восточнее Урала, до Сахалина включительно, довольно обычен на Кавказе. В европейской части СССР очень редок: найден только в Карпатах и в Ленинградской области. Очень близок к развивающемуся на дубе P. robustus, отличаясь от него главным образом субстратом и наличием прослоек стерильной ткани между слоями трубочек. Трутовик Гартига вызывает коррозионную бледно-желтую гниль, отграни-

ченную узкими черными линиями от здоровой древесины. Этот гриб — опасный патоген пихты.

Феллинус черноплосный (P. nigrolimitatus) обитает на толстых валежных стволах и пнях хвойных пород, иногда на обработанной древесине. Изредка встречается в европейской части СССР и на Кавказе, чаще — в горных районах Сибири. Этот гриб вызывает пеструю гниль коррозионного типа, с пленками рыжеватой грибницы между годичными слоями пораженной древесины (табл. 28).

Грибы рода *инонотус* (Inonotus) поселяются на живых стволах и валеже, преимущественно крупном, лиственных и хвойных пород.

Щетинистоволосый трутовик (Inonotus hispidus) обитает на живых стволах многих деревьев, особенно грецкого ореха, платана, шелковицы, дуба, ясеня, вяза и других, начиная с середины лета. Встречается этот трутовик в южных районах (от Курской и Воронежской областей), особенно в Крыму, на Кавказе, в республиках Средней Азии, в Казахстане, кроме того, он найден в южных районах Западной Европы и Северной Америки, а также в Северной Африке. Вызывает белую гниль, отделяющуюся черными линиями от непораженных участков древесины. Плодовые тела возобновляются ежегодно. Особенно часто встречается в садах и парках, причиняя существенный вред. В Средней Азии пигменты плодовых тел используются как красители в ручном ткачестве.

Трутовик лучевой (I. radiatus) обычно поселяется на пнях, сухостое и валежнике ольхи, березы, ивы и других лиственных пород. Трутовик лучевой — широко распространенный вид. Он вызывает белую смешанную (центральную и периферическую) гниль. Загнившая древесина становится волокнистой, пронизанной буроватыми пленками и прожилками мицелия по годичным слоям.

Инонотус Хейнриха (I. heinrichii) встречается на валежных стволах и пнях хвойных пород, особенно пихты, ели и лиственницы. Трутовик распространен на Урале и в Сибири, очень редко встречается в Северной Европе. В Средней Сибири развивается преимущественно в виде скрытой гнили с образованием хламидоспор внутри пораженных стволов; на Алтае часто образует плодовые тела. Вызывает скрытую, активно развивающуюся, белую, волокнистую гниль.

СЕМЕЙСТВО ГАНОДЕРМОВЫЕ (GANODERMATACEAE)

Эти грибы обитают на древесине.

Род *ганодерма* (Ganoderma) объединяет несколько видов трутовиков.

Лакированный трутовик (Ganoderma lucidum, см. рис. 165) развивается у основания ослабленных деревьев, на сухостое и пнях дуба, бука, каштана, ореха, клена, ясеня, ольхи, реже ели и некоторых других пород. Этот гриб распространен почти повсеместно, но преимущественно в южных районах, особенно на Кавказе и в Средней Азии, причем в каждой климатической зоне проявляет наибольшую приуроченность к определенной породе. Гниль, вызываемая трутовиком, белая, неактивная.

Ганодерма смолистая (Ganoderma resinaceum) развивается на живых стволах, пнях и сухостое различных лиственных деревьев (дубе, буке, иве, ольхе) или на хвойных (лиственнице, секвойе). В СССР встречается редко, преимущественно в горных лесах Кавказа, Карпат, Алтая и на Дальнем Востоке. Вне СССР распространен в субтропиках и тропиках. Ассоциируется с белой гнилью (табл. 28).

Плоский трутовик (Ganoderma applanatum) обитает на пнях и мертвой древесине многих лиственных деревьев (особенно часто на березе) и хвойных пород, очень редко встречается на живых деревьях. Этот трутовик — космополит. Он вызывает белую или желтоватую коррозионную гниль корней и оснований стволов (рис. 163, табл. 28).

СЕМЕЙСТВО ПОЛИПОРОВЫЕ (POLYPORACEAE)

Плодовые тела с дифференцированной боковой, центральной или эксцентрической ножкой. Ткань белая или очень слабо окрашенная. Гименофор трубчатый или ячеистый. Гифальная система димитическая. Споры бесцветные, с гладкой оболочкой.

Эти грибы живут на древесине.

Род *полипорус* (Polyporus) объединяет несколько видов трутовиков.

Чешуйчатый трутовик — пестрец, или *заячник* (Polyporus squamosus), встречается на живых и мертвых стволах широколиственных пород в умеренной зоне всего земного шара. Этот трутовик вызывает белую центральную гниль, иногда опасен как раневой паразит. Плодовые тела гриба съедобны.

Полипорус изменчивый, или *трутовик изменчивый* (P. varius), обычно растет с середины лета до поздней осени на пнях, сухостое и валежнике березы, ольхи, ивы, липы, дуба, ясеня, яблони и других лиственных пород. Изредка встречается на живых деревьях. Обычен в лесах умеренной зоны, встречается в старых парках и садах. Гриб вызывает белую, активно развивающуюся гниль. Известно несколько форм и разновидностей этого очень изменчивого вида, из которых наиболее обычна var. et f. elegans.

Полипорус черноногий (P. melanopus) растет на старом валежнике, опавших ветвях или сухих корнях (прикрытых землей) различных лиственных пород (березе, ольхе, дубе и др.). Как исключение, обитает на хвойных (пихта). Распространен по всем умеренным областям СССР до Дальнего Востока включительно, но встречается редко. Описано много форм этого гриба, некоторые из них значительно отличаются по внешнему виду от основной, более всего напоминая P. ciliatus и отличаясь от него главным образом черной ножкой. Вызывает белую, активно развивающуюся гниль.

СЕМЕЙСТВО СКУТИГЕРОВЫЕ (SCUTIGERACEAE)

Плодовые тела однолетние, одно- или многошляпочные, иногда сидячие, вееровидные, одиночные, срастающиеся краями шляпок или черепитчатые, с боковой, эксцентрической или центральной, иногда рудиментарной ножкой. Ткань белая или светлая, иногда принимающая на изломе розоватый или зеленоватый оттенок. Гифальная система моно- или димитическая со связывающими гифами. Споры бесцветные, с гладкой оболочкой. Грибы поселяются на корнях и стволах живых деревьев или на почве.

Род *летипорус* (Laetiporus) представлен грибами, обитающими в основном на древесине, преимущественно на живых стволах.

Серно-желтый трутовик развивается в первую половину лета (с мая) на живых, реже мертвых стволах лиственных (иногда хвойных) пород. Космополит. В европейской части СССР преобладает на дубе, в Сибири — на лиственнице, на Дальнем Востоке — на орехе маньчжурском. Этот трутовик вызывает бурую, призматическую, быстро распространяющуюся, центральную гниль. Молодые плодовые тела съедобны.

Грибы рода *альбатреллус* (Albatrellus) обитают на почве.

Овечий трутовик (Albatrellus ovinus) развивается в конце лета и осенью на почве в хвойных лесах, чаще на полянах, опушках, просеках, вырубках. Широко распространен этот трутовик по всей умеренной зоне СССР, особенно в подзоне северной и средней тайги, но встречается обычно нечасто. Растет он, как правило, большими группами, так что может быть собран и как съедобный гриб. Относится к числу грибов невысокой ценности, но, поскольку он растет и в позднеосеннее время, может представлять интерес при отсутствии других грибов.

Альбатреллус сливающийся (A. confluens) обычно находят в конце лета и осенью на почве в хвойных лесах, преимущественно в северных районах. Встречается редко, но большими группами, так что может быть использован как съедобный гриб. От предыдущего вида отличается главным образом оттенком ткани на изломе и при подсыхании.

СЕМЕЙСТВО БОЛЕТОПСИДНЫЕ (BOLETOPSIDACEAE)

Плодовое тело с дифференцированной центральной или эксцентрической ножкой, мясистое, однолетнее. Гифальная система мономитическая. Споры дымчатые, угловатые, неамилоидные. Растет на земле. В семействе только один род.

Род *болетопсис* (Boletopsis) обитает на земле. В роде всего один вид.

Болетопсис малочешуйчатый (Boletopsis subsquamosa) обитает на перегнойной почве в хвойных (преимущественно сосновых) лесах во второй половине вегетационного периода. Широко распространен, хотя встречается единично. Циркумполярный вид.

СЕМЕЙСТВО БОНДАРЦЕВИЕВЫЕ (BONDARZEWIACEAE)

Плодовые тела крупные, вееровидные, соединенные основаниями. Ткань белая или светлая. Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы без пряжек. Споры бесцветные, с амилоидными возвышениями в виде шипов или валиков. Обитают на корнях живых деревьев. Семейство включает всего один род.

Род *бондарцевия* (Bondarzewia) соответствует диагнозу семейства.

Бондарцевия горная (Bondarzewia montana) поселяется у основания или на корнях пихты. Встречается очень редко, преимущественно в горных лесах более или менее южных районов; в СССР — в Закарпатье и на Кавказе. Гниль на раннем этапе светло-бурая, затем с многочисленными узкими пустотами, в последней стадии — трухлявая, волокнистая.

СЕМЕЙСТВО КОРТИЦИЕВЫЕ ГРИБЫ (CORTICIACEAE)

Плодовые тела этого очень крупного семейства имеют весьма простое макроскопическое строение. Нередко это только тонкая распростертая гладкая пленка на нижней стороне валежного ствола. Толщина плодового тела от 30—40 *мкм* у самых тонких, в сухом состоянии практически невидимых представителей, до нескольких миллиметров у кожистых видов, которые нередко живут до десятка лет и постепенно утолщаются. Консистенция плодового тела паутинистая, мясистая, кожистая или даже деревянистая. Плодовые тела в свежем виде иногда слизистые или желатинозные, а в сухом

состоянии твердо-роговидной консистенции. Одни грибы крепко прикрепленные, другие — легко отделимые от субстрата; одни с мучнистым краем, другие с радиально-волокнистым или даже снабженные разветвленными грибными шнурами.

В окраске плодовых тел встречаются всевозможные оттенки желтого, охряного, светло-бурого; нередко они белые или беловатые, реже розовые, лиловые, красные, как исключение темно-синие или зеленые.

Гименофор у большинства видов гладкий, у других — бородавчатый или шиповатый, реже складчатый, как исключение встречаются виды с короткотрубчатым (пористым) гименофором.

Макроскопическое строение плодовых тел настолько однородное, что в старых системах различали только несколько родов, которые включали в большое искусственное семейство телефоровых (Thelephoraceae). В эту группировку соединяли те афиллофоровые грибы, которые имеют гладкие распростертые плодовые тела. С другой стороны, многие кортициевые грибы были по признакам внешнего строения включены в другие, чужие семейства грибов (ежовиковые, трутовые).

Признание важности микроскопических признаков в систематике афиллофоровых грибов привело к полной перестройке таксономии кортициевых грибов. Было обнаружено, что в плодовых телах наблюдаются различные типы гиф; что можно различить десятки своеобразных типов цистид и гифид — клеток, которые вместе с базидиями образуют гимениальный слой. Было обнаружено и несколько типов базидий.

«Нижняя» часть плодового тела, прилегающая к субстрату, называется подстилкой или субикулюмом. (Фактически это не нижняя, а верхняя часть: плодовые тела кортициевых грибов имеют положительный геотропизм, т. е. всегда обращены гимением вниз.) Подстилка состоит из плотного или рыхлого сплетения генеративных гиф, которые у многих видов и родов снабжены пряжками. Различия в химическом составе, в оптической плотности, в типе разветвления гиф — важные для систематики признаки. Под подстилкой наблюдаются более плотно сплетенные тонкостенные гифы — субгимений. На этом образуется палисадный слой базидий, между которыми обыкновенно в большом количестве наблюдаются базидиолы (недоразвитые базидии), гифиды (окончания гиф), а нередко и цистиды самой различной формы (рис. 159). Цистиды могут быть тонко- или толстостенные, по форме — от шиловидных до шаровидных; нередко они инкрустированы кристаллами или смолистым веществом; у некоторых родов цистиды с выростами. Различают глеоцистиды, которые всегда тонкостенные и с мучнистым или мелкокапельчатым содержимым.

У примитивных представителей кортициевых грибов базидии 6—8-споровые. Предполагают, что это показывает на общие с сумчатыми грибами предки афиллофоровых грибов. В большинстве родов базидии 4-споровые, а изредка (у определенных видов) 2-споровые. Количество спор на базидии — весьма характерный для данного вида признак. Тем не менее у большинства исследованных в этом отношении видов среди 4-споровых базидий почти всегда встречаются совсем немногочисленные 2-споровые и исключительно редкие — 1-споровые базидии.

Споры обыкновенно бесцветные, тонкостенные, гладкие, неамилоидные, от цилиндрических или колбасковидных до шаровидных, величиной 3—20 *мкм*. Имеются и исключения: некоторым родам характерны или шиповатые, или толстостенные, или амилоидные споры.

Кортициевые грибы широко распространены в природе. Большинство видов — лигнофилы: они обитают на валежных стволах и ветках, на пнях, в лесной подстилке, на заготовленной и обработанной древесине. Обыкновенно они малозаметные, у большинства видов и гниение древесины под влиянием гриба протекает медленно. Тем не менее благодаря обилию видов и приспособленности к самым различным местообитаниям кортициевые грибы в общей сложности играют огромную роль в круговороте веществ и энергии в лесных фитоценозах. Вызываемая ими гниль может быть как бурой, так и белой, ибо они вызывают разложение и целлюлозы, и лигнина. Большинство видов — разрушители лигнина, но немало видов — целлюлозоразрушителей. Наряду с сапрофитами имеются виды, способные заражать живые деревья, а также несколько паразитов травянистых растений.

Кортициевые грибы распространены по всему миру, больше их, по-видимому, в неморальных и смешанных лесах умеренных поясов обоих полушарий. В Советском Союзе обнаружено около 375 видов.

Наиболее распространенный паразит среди кортициевых грибов — *танатефорус огурцовый* (Thanatephorus cucumeris). Плодовые тела этого гриба появляются как нежный белый налет на пораженных стеблях и листьях картофеля, люпина, капусты, некоторых сорняков полей и других травянистых растений. Налет состоит из немногочисленных рыхлоперепутанных бесцветных гиф подстилки и разбросанных на них 4-споровых базидий. Этот гриб известен в фитопатологической литературе под неправильным

названием Hypochnus solani и является базидиальной стадией развития известного паразита Rhizoctonia solani, вызывающего ризоктониоз целого ряда культивируемых растений (стр. 438).

Род *трехиспора* (Trechispora) отличается шиповатыми спорами и большим варьированием строения гименофора (табл. 30). Рядом с видами, имеющими гладкий гименофор, встречаются и другие, с шиповатым гименофором (например, T. farinacea), которые еще недавно на основе только этого признака считали представителями совсем другого семейства — ежовиковых грибов.

В таежных лесах и даже в лесотундре у нас нередко встречается на очень гнилой древесине *трехиспора белоснежная* (T. candidissima) — гриб, который внешне не отличается от распростертых трутовых грибов.

Некоторые кортициевые грибы — настоящие почвенные грибы, которые очень обильно растут в гниющей лесной подстилке. Если их почти никогда не отметят в исследованиях по почвенной микробиологии, то в этом виновата применяемая стандартная методика, малопригодная для обнаружения гименомицетов. Своеобразие почвенных кортициевых состоит еще в том, что их плодовые тела образуются на нижней стороне валежных остатков древесины, в ходах кротов и мышей, а иногда даже под маленькими камнями.

Один из таких видов — *ателия тонконитчатая* (Athelia byssina). Многочисленные белые грибные шнурочки этого вида нередко можно найти в подстилке под моховым покровом в лесах, где реакция почвы почти нейтральная. Еще чаще можно в подстилке кислой реакции хвойных лесов (особенно сосновых боров) видеть шафранно-желтые шнурочки близкого вида — A. bicolor.

На валежных стволах сосны и ели уже через полгода или год после бурелома возникают широко простирающиеся плодовые тела *флебии гигантской* (Phlebia gigantea). Это восковатые, в сухом состоянии хрящеватые, молочно-белые или сероватые, в краях радиально-волокнистые пленки с неровным гимением, которые при высыхании иногда по краям заворачиваются. Гниющая древесина приобретает желтую или серую окраску, позднее образуются мелкие пустоты. Гриб поражает нередко неокоренные лесоматериалы, иногда встречается как домовый гриб. Поэтому его рассматривают в справочниках и учебниках по лесной фитопатологии как вредный гриб (обыкновенно под названием Peniophora gigantea). Но в последние годы обнаружены некоторые весьма полезные свойства флебии гигантской. Как известно, наиболее опасным для сосны и ели грибом в наших лесах является *корневая губка* (трутовый гриб Fomitopsis annosa), который может распространяться образующими на зараженных пнях конидиями. Флебия гигантская — антагонист корневой губки, зараженные флебией пни уже недоступны для корневой губки. Сделаны первые удачные попытки применения этого антагонизма; мазанные суспензией спор флебии пни сосны и ели заражаются флебией и не могут уже больше служить возможным источником распространения корневой губки. Следовательно, флебия — гриб, вредный в лесах, где не удаляют вовремя валеж и валеный лесоматериал; там, где лесное хозяйство на должном уровне, гриб полезен как антагонист опасного заболевания леса.

На ветках дубов нередко встречается почти невидимый кортициевый гриб Vuilleminia comedens, который нередко вызывает массовое высыхание веток. Кора веток отпадает, и из-под шелушащегося эпидермиса выступает плодовое тело — тонкая желтоватая или сероватая пленка, при влажной погоде слегка слизистая, при сухой погоде едва отличающаяся от древесины. Гриб вызывает белую гниль древесины; интересен он тем, что у его плодовых тел много десятков раз в год чередуются период интенсивного спорообразования и период покоя. При сухой погоде жизнедеятельность гриба ослабляется, а через несколько часов после промокания ветки начинается обильная споруляция. В любое время года можно собирать сухие ветки дуба с плодовыми телами этого гриба. Если их мочить полчаса в теплой воде, дать четверть часа подсохнуть и положить на предметное стекло или черную бумагу, то получим уже через 4—8 *ч* обильный белый налет спор, пригодных для демонстрации или опытов. Поэтому этот гриб — очень подходящий объект для многих, особенно экспериментально-экологических, исследований, тем более что у него крупные споры (длиной до 20 *мкм*).

Как мы видим, Vuilleminia comedens — настоящий ксерофильный гриб. Такие же свойства характерны и для видов рода *пениофора* (Peniophora), которые встречаются на высохших ветках в кроне деревьев и кустарников и которые особенно характерны для растительности средиземноморского типа. Ксероморфное строение позволяет некоторым видам обитать в суровых условиях северной тайги и лесотундры. Плодовые тела многолетние, утолщающиеся ежегодно; в гимении и в подстилке многочисленные инкрустированные толстостенные цистиды, а нередко и крупные глеоцистиды; гифы так плотно склеены, что при микроскопировании почти неразличимы. В СССР найдено 24 вида. Интересна история изучения *пениофоры сосновой* (P. pini). Еще недавно этот вид считали

весьма редким; сейчас известно, что гриб предпочитает образовывать свои плодовые тела на свежевысохших ветках сосны на высоте 5—10 *м* и больше от земли.

Плодовые тела лиловатые, но маленькие, меньше 1 *см* в диаметре, и на валежных деревьях они скоро погибают. Возможно, этот очень распространенный вид может вызывать высыхание веток, но изучать распространение и биологию этого вида в природных условиях весьма затруднительно.

К кортициевым грибам относят и кирпично-красный, а затем черно-пурпуровый распростертый трутовый гриб Meruliopsis taxicola (табл. 31).

Мерулиопсис тисовый (Meruliopsis taxicola) обитает на сухих, не опавших еще валежных ветвях и древесине хвойных пород, чаще сосны. Этот вид обнаружен во всех районах СССР, но встречается редко. Вне СССР известен в Западной Европе, Северной Америке и Австралии.

По хозяйственному значению этот гриб — слабый разрушитель древесины, изредка встречающийся в качестве домового гриба.

Некоторые кортициевые участвуют как грибной компонент в составе базидиолишайников. Это — виды рода *диктионема* (Dictyonema), найденные в тропиках и субтропиках. В отличие от всех других лишайников один вид из рода диктионема может комбинироваться с несколькими видами водорослей, образуя различные «виды» лишайников.

СЕМЕЙСТВО КОНИОФОРОВЫЕ (CONIOPHORACEAE)

Кониофоровые — небольшая группа грибов с распростертыми темно-коричневыми или бурыми пленчатыми или почти мясистыми плодовыми телами. В родах *кониофора* (Coniophora) и *кониофорелла* (Coniophorella) гименофор неровный, неправильно бугорчатый или почти гладкий; гименофор видов рода *серпула* (Serpula) складчатый, лабиринтовидно-сетчатый или почти пористый. Тесно расположенные складки образуют иногда короткие трубочки, которые отличаются от трубочек трутовых грибов только покрытыми гимением (фертильными) краями.

Из микроскопических признаков — наиболее своеобразное строение спор: они толстостенные, темно-желтые или буроватые и окрашиваются сильно в препаратах, в которые прибавлен реактив «Коттон блу» (хлопчатобумажное синее). Споры прорастают в мицелий, который проникает в древесину и вызывает интенсивное деструктивное гниение. Гриб разрушает целлюлозу, оставляя почти незатронутым лигнин; древесина становится бурой, растрескивается многочисленными трещинами в кубики, которые при надавливании (например, между пальцами) превращаются в мелкий порошок.

Самый распространенный из видов семейства — *кониофора обыкновенная* (Coniophora puteana, табл. 32), которая в старой литературе известна под названием C. cerebella. В лесах таежной зоны нередко можно летом видеть на пнях и валежных стволах хвойных (реже — лиственных) пород вначале белые, затем желтые, а осенью коричнево-бурые пленчатые плодовые тела; со временем средняя часть их становится неровной и покрывается слоем зрелых базидиоспор. Зараженные пни разрушаются, своевременно не вывезенные лесоматериалы теряют свою годность. Споры образуются до глубокой осени и переносятся ветром на значительные расстояния. Нередко этот гриб встречается в сооружениях и постройках: на старых деревянных столбах, на нижней стороне перекрытий крыш, а иногда и как опасный домовый гриб в подвалах и т. д. Для грибов рода серпула характерен складчатый гименофор.

Большинство из найденных в СССР видов рода серпула встречается в лесах, обыкновенно на древесине хвойных, и то редко. В Предкавказье найден очень редкий вид — *серпула лесная* (Serpula silvester), которая встречается и в Средней Европе. Некоторые исследователи считают ее диким предком настоящего домового гриба.

Настоящий домовый гриб (Serpula lacrymans) — наиболее вредоносен из всех домовых грибов и наиболее распространен на территории СССР. Он встречается от Прибалтики до Камчатки, известен в Западной Европе и в Северной Америке.

Настоящий домовый гриб — один из тех немногих видов грибов, которые встречаются только в постройках и в природе не наблюдаются. Гриб заражает преимущественно деревянные части нижнего этажа и подвала: полы, стены до высоты около 1 *м*. Первыми признаками заражения являются затхлый запах в помещениях, невысыхающие, мокрые пятна на стене, а затем и шатающиеся доски пола. При раскрытии пола можно обнаружить ватообразные скопления мицелия гриба, грибные шнурочки и пленки. Вначале они белые, а затем с характерным желтоватым, розоватым, лиловатым и серым оттенком. Часть древесины уже совсем сгнила, часть окрасилась в бурый и стала мягкой.

Гниль распространяется в древесине очень быстро; этому способствует рост грибных шнурков и пленок по поверхности зараженной древесины. Для полного загнивания пола или балки требуется до года, а иногда даже пол-

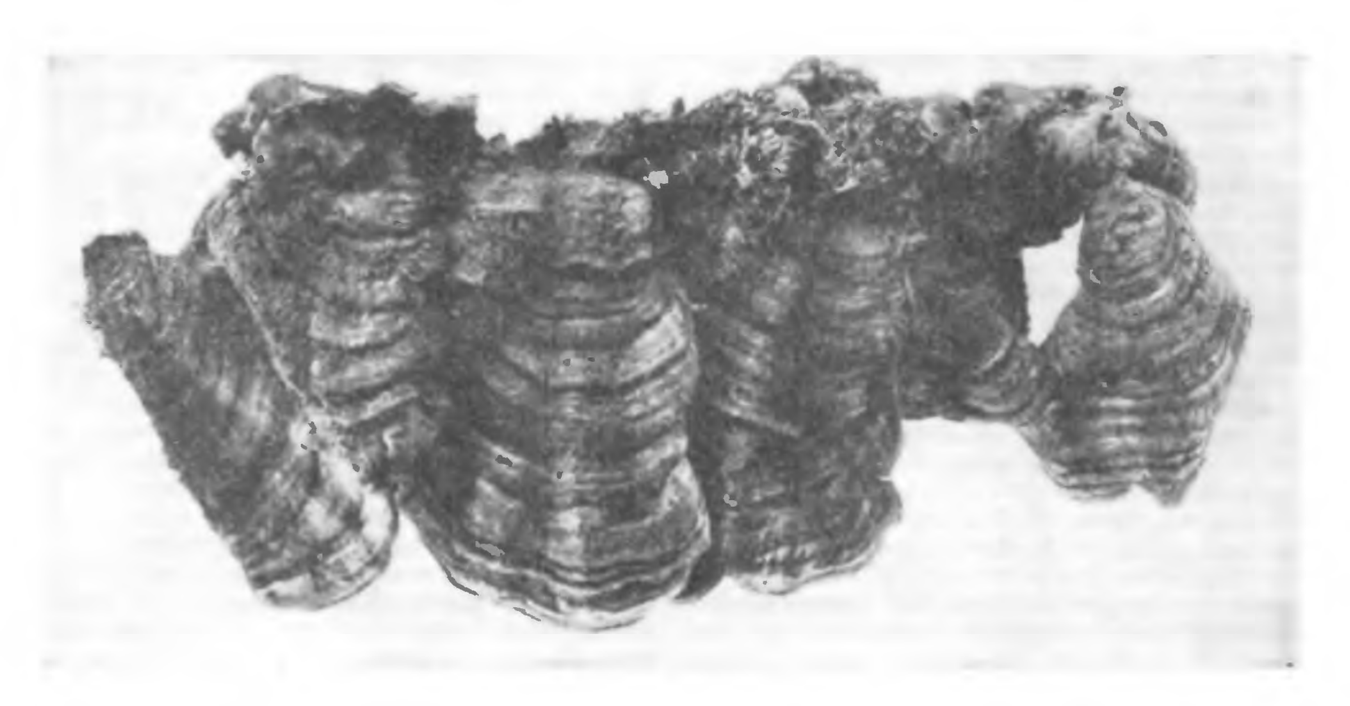


Рис. 168. Стереум (Stereum insignytum).

года. На нижней поверхности гнилой древесины образуются мясисто-пленчатые плодовые тела, которые могут достигать значительных размеров, длиной до нескольких метров. В сырых помещениях плодовые тела появляются и в нижней части стен внутри комнаты, у основания косяков и т. д. Наличие таких, видимых внутри самого помещения плодовых тел — признак широкого распространения и сильного повреждения деревянных конструкций.

На плодовых телах образуются в массовом количестве базидиоспоры гриба, которые иногда видны в виде коричневой пыли на полу или в углах помещения. На 1 *см*² поверхности плодового тела в течение суток может выделиться до 35 млн. спор; наиболее интенсивная споруляция весной и в первой половине лета.

Споры настоящего домового гриба очень легкие. В 1 *м*³ воздуха в зараженном помещении насчитывается до 2,5 млн. спор. Они переносятся даже небольшим движением воздуха; в воздухе любого города или поселка почти всегда имеются споры настоящего домового гриба. Споры можно случайно перенести на обуви и одежде людей. Особенно опасны зараженные грибом доски и прочие гнилые остатки древесины, которые при ремонте нередко бросают во двор или даже приносят как топливо в незараженные дома.

Для прорастания и дальнейшего заражения древесины споры требуют определенных условий. Это прежде всего большая влажность древесины и окружающего воздуха. Наиболее интенсивное гниение наблюдается при влажности воздуха 90—95% и температуре 18—23 °С. Такие условия могут возникнуть при неправильном строительстве здания, когда недостаточно хорошо проложена изоляция деревянных конструкций от фундамента. Часто наблюдают накопление конденсационной влаги, например около водопроводных труб; попадание дождевой или талой воды в подвалы, под стены. Многие простые деревянные постройки в Сибири и на севере Дальнего Востока построены с цоколем, который служит для теплоизоляции нижней части постройки. Если в наполнитель цоколя будет попадать вода (дождевая), то заражение домовыми грибами почти неизбежно.

Вторая группа причин заражения — небрежность в эксплуатации домов. Несвоевременный ремонт крыши, неисправная вентиляция в сырых помещениях, протечь водопровода и прочие недостатки в уходе приведут к постоянному накоплению сырости и при этом создаются условия, благоприятствующие развитию домовых грибов. При заражении построек домовым грибом необходим срочный ремонт. Опоздание с ремонтом даже только на месяц или два может увеличить потери в несколько раз.

При ремонте следует полностью удалять деревянные конструкции, зараженные грибом. Начальная стадия развития гнили незаметна для невооруженного глаза, поэтому приходится

удалять и видимо здоровые доски, граничащие с явно гнилой: вдоль волокон древесины до 0,5 *м*, а поперек волокон не менее 20 *см*. Тщательно надо убрать и верхний слой под зараженным полом: гриб может еще долго сохраняться и развиваться в виде мицелия в сырой почве или даже в песке, если там имеется примесь опилок или гумуса.

Зараженные конструкции следует заменить новыми из сухого антисептированного дерева или из негниющего материала. Новый пол нельзя сразу покрывать плотным покрытием (линолеум, релин и другие синтетические материалы), которое препятствует сушке пола. Но главное при ремонте — обнаружить и ликвидировать причины, которые благоприятствовали развитию домового гриба, создав нужные для его развития условия (сырость, накопление влаги).

СЕМЕЙСТВО СТЕРЕОВЫЕ (STEREACEAE)

Плодовые тела грибов небольшого семейства распростерто-отогнутые, вееровидные, реже — совсем распростертые, тонкие, всегда кожистой консистенции и с гладким гименофором. Поверхность шляпки почти всегда короткоопушенная, различных оттенков серого, желтого, коричневого (табл. 31 и рисунок 168).

Все грибы, встречающиеся на территории Советского Союза, с более или менее выраженными ксеробионтными свойствами. Они обитают на мертвой древесине — на пнях, валежных стволах и сучьях, на дровах — по всей лесной зоне; в небольшом количестве — в лесостепи. И даже в парковых насаждениях или в зарослях кустарников в зоне полупустынь. Они выносливы к высыханию и не боятся расти даже на очень сухих солнечных местах.

В нашей стране найдено 19 видов семейства стереовых. Из них некоторые имеют значение в лесном хозяйстве.

Плодовые тела *стереума краснеющего* (Stereum sanguinolentum) встречаются нередко в таежных лесах на валежных стволах сосны и ели. Они буровато-серые, кожистые, почти распростертые, только кое-где с небольшими отогнутыми шляпками. Но во влажную погоду при легком прикосновении сероватая поверхность гимения становится в местах дотрагивания кровяно-красной. Такая картина только у трех видов рода стереум: тонкая оболочка верхушки цистидиол растрескивается при прикосновении и их желтое содержимое выделяется на поверхность гимения.

Гриб является с а п р о б и о н т о м, но тем не менее вредным. При подсечке старых елей и сосен обнажается древесина, которая может заражаться некоторыми видами лесных грибов.

Рис. 169. Стереллум сосновый (Sterellum pini).

Среди них на первом месте стоит стереум краснеющий. Гриб вызывает медленное, но все же заметное гниение древесины. Гнилая древесина приобретает вначале буроватый или красноватый оттенок, а затем белеет. Через несколько лет гниль распространяется на глубину до 5 *см*.

Следует отметить еще *стереум жестковолосый* (S. hirsutum, табл. 31). Плодовые тела этого гриба появляются в большом количестве на заготовленных из лиственных пород дровах, которые остались в лесу или на складе. Это многочисленные, нередко черепитчато расположенные, тонкие, полукруглые шляпки, сверху волосистые, зональные, серые, а снизу охряно-желтые, иногда с серым налетом. Древесина вначале желтеет, потом белеет; гниение идет довольно быстро, особенно при повышенной влажности воздуха.

СЕМЕЙСТВО ЦИФЕЛЛОВЫЕ (CYPHELLACEAE)

Это небольшая группа малозаметных грибов очень своеобразного строения. Плодовые тела их очень маленькие, высотой меньше нескольких миллиметров и еще меньше в диаметре, бокальчатые, чашевидные, бочковидные или почти цилиндрические; прикрепляются суженным основанием или короткой ножкой. Поверхность плодовых тел пушистая или почти гладкая, от белой до бурой. Устье плодового тела нередко с волосками. Внутренняя полость пло-

дового тела гладкая (редко — складчатая), покрыта гимением.

Плодовые тела цифелловых грибов растут иногда одиночно, но чаще небольшими или большими группами сближенно; между ними растет рыхлый паутинистый мицелий, но не всегда.

Плодовые тела можно найти на остатках древесины, на валежных сучках, мертвых стеблях травянистых растений, на отмерших черешках папоротников. Большинство видов встречаются редко или очень редко.

На территории Советского Союза пока обнаружено два десятка видов, но следует учесть, что эта группа грибов осталась у нас почти не изученной.

Еще сравнительно недавно считали, что эта группа грибов довольно хорошо выделяется среди других грибов самостоятельным семейством. Последние исследования показали, что это типичная группа искусственной системы. По-видимому, различные грибы могут в ходе эволюции образовывать виды с упрощенными бочковидными мелкими плодовыми телами, которые способны заселять мелкие остатки растений. Считают, что многие цифелловые грибы — это упрощенные до предела и потерявшие способность образовывать пластинки агарикальные шляпочные грибы (Agaricales). Известный нидерландский миколог М. А. Донк сравнил семейство Cyphellaceae с такой «систематической» группой животных, где вместе представлены кенгуру и все остальные прыгающие млекопитающие.

Большинство цифелловых грибов — мезофиты, обитатели более или менее влажных лесов. Но имеется один вид, который встречается как в лесотундре и тайге, так и в полупустынных насаждениях на мелких отмерших или валежных веточках лиственных пород. Это самый обычный представитель группы — *цифеллопсис аномальный* (Cyphellopsis anomala). Плодовые тела его чашевидные, с вогнутыми внутрь краями высотой 0,2—1 *мм* и диаметром до 0,4 *мм*, прикреплены короткой ножкой, тесно покрытые бурыми волосками, растут густыми группами, образуя пятна длиной до 2—3 *см*. Вся внутренность плодового тела покрыта плотным слоем базидий, носящих по 4 цилиндрические или почти сосисковидные споры длиной 7—10 *мкм*. Они кожистые, способны полностью высыхать и оживляться после дождя. В условиях северных районов плодовые тела погибают зимой, а в южных областях могут жить несколько лет. Гриб широко распространен на всех континентах мира.

Второй, при этом очень красивый гриб встречается у нас во влажных лесах на основании отмерших корешков страусопера германского. Плодовые тела растут небольшими группами или даже по 2—5; они цилиндрические, длиной до 2,5 *мм*, оранжево-коричневые, у основания почти бурые, около вершины белые, гладкие, с короной желтоватых волосков вокруг устья. Это — *волдемария шафранно-желтая* (Woldemaria crocea). Гриб найден в СССР, в Швеции и в Северной Америке и является везде редким.

СЕМЕЙСТВО ШИЗОФИЛЛОВЫЕ (SCHIZOPHYLLACEAE)

Плодовые тела у некоторых шизофилловых грибов чашевидные, как у цифелловых. У других в ходе эволюции образовались сложные плодовые тела, которые представляют собой группу сближенных плодовых тел на общей подстилке. В роде *строматосцифа* (Stromatoscypha) в результате этого образуется трубчатый гименофор, который напоминает настоящий гименофор распростертых трутовых грибов. Отличие его в том, что перегородки трубочек у этих грибов — не что иное, как сросшиеся края маленьких чашевидных плодовых тел. В роде *щелелистник* (Schizophyllum) плодовые тела (шляпки) округлые, почковидные, прикрепляются спинной стороной или боком; гименофор состоит из радиально расположенных складок. Эти складки — сросшиеся края настоящих плодовых тел. Гифальная система плодовых тел мономитическая, гифы с пряжками. Базидии с (2) 4 спорами; споры тонкостенные, гладкие, неамилоидные.

Щелелистник обыкновенный (Schizophyllum commune) из-за некоторого внешнего сходства с агариковыми грибами еще недавно считали настоящим представителем этой группы. Шляпки этого вида диаметром до 5 *см*, нередко с лопастными краями, тонкие, кожистые, сверху светло-серые, войлочные. Пластинки вееровидно расположенные, пурпурно-серые. При сухой погоде края пластинок раздваиваются и завертываются так, что края соседних пластинок прикасаются и покрывают гимений. При влажной погоде края выпрямляются и гимений стоит открытым. Такой сложный механизм — показатель своеобразного происхождения «ложных пластинок». Не менее интересен тот факт, что такая защита гимения во время засухи позволяет щелелистнику расти в условиях очень сухого климата, даже в полупустыне. Гриб растет во всех частях света, у нас распространен на валежных стволах, пнях и отмерших ветках лиственных, изредка хвойных пород во всех районах флоры, кроме арктического. Среди густого леса встречается, только редко. Вызываемая грибом гниль развивается медленно; иногда гриб встречается и на живых деревьях около ранений ствола.

СЕМЕЙСТВО ЛАХНОКЛАДИЕВЫЕ (LACHNOCLADIACEAE)

Это семейство небольшое, но с очень своеобразным микроскопическим строением. Плодовые тела однолетние или многолетние, распростертые, рогатиковые (клаварионидные) или лопатчатые, более или менее кожистые. Гифы плодового тела дифференцированные в два типа: кроме тонкостенных гиф, образующих в гимении базидии, наблюдаются еще скелетные. Это декстриноидные (окрашивающиеся под действием иода в коричневый) толстостенные гифы, не имеющие перегородок, которые разветвляются очень своеобразно — дихотомически или роговидно, а иногда образуют звездчатые астерощетинки. Споры амилоидные или неамилоидные.

В СССР найдены только грибы (15 видов) с распростертыми плодовыми телами. Во всей лесной зоне Советского Союза, но особенно часто в северной тайге и в лесотундре, встречается *варария одевающая* (Vararia investiens). На нижней стороне валежных веток и стволов хвойных пород, а иногда и прямо на земле в перегное, на опавшей хвое и других остатках древесных пород образуются плодовые тела, толщиной 0,3—1 *мм*, имеющие своеобразную бледно-яично-желтую окраску. Иногда такие плодовые тела простираются широко и имеют длину до 2 *м*. По-видимому, этот гриб является в условиях Крайнего Севера важным разрушителем лесного опада и играет там немаловажную роль в круговороте веществ в природе.

На Дальнем Востоке, а также на Урале найден редчайший во всем мире вид — *астеростромa средняя* (Asterostroma medium). Большинство из его тонких (до 0,5 *мм*) бледно-коричневых плодовых тел состоит из лучистых астерощетинок.

СЕМЕЙСТВО РОГАТИКОВЫЕ (CLAVARIACEAE)

Для грибов этого семейства характерны следующие признаки: плодовые тела булавовидные или почти цилиндрические, вертикально вверх растущие или разветвленные с простыми или повторно разветвляющимися ветвями, иногда даже коралловидные. Вся поверхность плодового тела, кроме ножки и обращенных вверх участков поверхности ветвей, покрыта гимениальным слоем. Высота плодовых тел — от нескольких миллиметров до двух десятков сантиметров; консистенция мясистая, кожистая, реже слегка хрящеватая или почти деревянистая. Окраска специфична для каждого вида; многие виды желтые различных оттенков или почти белые, но встречаются оранжевые, лиловые, красные, темно-бурые и др.

Гифальная система плодовых тел мономитическая, реже димитическая (генеративные и реже скелетные гифы). Гифы иногда вздутые, с простыми перегородками или пряжками. Субгимений обыкновенно хорошо развитый; гимений у грибов многих видов утолщающийся, несмотря на то что плодовые тела всегда однолетние и обыкновенно скоро разлагающиеся. У базидий гимения 4 (реже 2) стеригмы. В гимении находятся также базидиолы, изредка цистиды или глеоцистиды. Споры бесцветные или желтые, тонкостенные, гладкие, шиповатые, реже с полосатой или спиральной орнаментацией, неамилоидные.

Почти все виды семейства — сапрофиты на лесной подстилке, на очень гнилой древесине, а также (Pistillaria, Typhula) на гниющих стеблях и листьях травянистых растений. Несколько грибов рода Typhula вызывают заболевания культурных растений и сеянцев в лесных питомниках. Представители рода *спарассис* (Sparassis) вызывают гниль корней лесных деревьев.

Среди рогатиковых грибов большинство несъедобны из-за консистенции и неприятного вкуса. Некоторые из них слабо ядовиты. Но существует много съедобных грибов, например *грибная капуста* (Sparassis crispa), представители рода *рамария* (Ramaria). Приятный горьковатый привкус имеют очень крупные мясистые плодовые тела *рамарии желтой* (Ramaria flava, рис. 170).

Биология рогатиковых грибов совсем мало изучена. Предполагают, что некоторые из них — микоризообразователи. Плодовые тела появляются у большинства видов не ежегодно, обычно они живут недолго (несколько недель). Большинство видов редкие или очень редкие. Поэтому даже микологи не всегда найдут их во время своих экспедиций. Но бывает, что некоторые грибы рода рамария развиваются в массовом количестве и привлекают внимание любителей грибов яркой окраской и своеобразными коралловидно-разветвленными плодовыми телами.

При гербаризации плодовые тела рогатиковых изменяются до неузнаваемости. Первоначальная яркая окраска меняется при высыхании в буроватый или даже черный цвет, мясистые плодовые тела становятся совсем хрупкими. Это одна из причин, по которой в систематике рогатиковых еще много спорного. Новейшие систематики различают в группе рогатиковых до 4 самостоятельных семейств, но их границы еще неясны. Много идет споров о родстве рогатиковых и лисичковых грибов. Некоторые известные микологи (К о р н е р, К р а й з е л ь и другие) утверждают, что рогатиковые грибы чуть ли не самые примитивные среди

Рис. 170. Рамария желтая (Ramaria flava). Плодовое тело.

Рис. 171. Клавариадельфус усеченный (Clavariadelphus truncatus). Плодовое тело.

гименомицетов: ведь строение их гименофора (отсутствие шипов, трубочек и пр.) не позволяет образованию большого количества спор; строение плодовых тел не защищает базидии и споры от дождя и других неблагоприятных метеорологических факторов (как это наблюдается у трутовых и ежовиковых грибов).

Все приведенные факты соответствуют действительности. Но можно ли сделать из этого вывод, что сложные плодовые тела других афиллофоровых грибов развивались от предков, близких к нынешним рогатиковым? Скорее можно допустить, что рогатиковые грибы — тупик развития одной из линий эволюции примитивных афиллофоровых.

Наиболее распространенный из лесных видов рогатиковых грибов — *рамария Инвала* (Ramaria invalii, табл. 32). Желто-охряные сильно разветвленные плодовые тела высотой до 5 (8) *см* растут небольшими группами в тенистых местах на мертвом покрове под сосной или елью, иногда они образуют кривые линии или полные «ведьмины круги».

Зато плодовые тела *рамарии желтой* (R. flava) крупные, высотой до 30 *см* и диаметром до 15 *см*. Они мясистые, серно-желтые или лимонно-желтые, с очень густо расположенными ветвями (рис. 170).

Любимое место для гриба — сосновые боры, где он растет в августе и сентябре. Двух-трех экземпляров рамарии желтой достаточно для вкусного обеда всей семьи.

Кто желает заниматься гербаризацией и определением богатого видами рода рамария, тому следует уже на месте очень точно описать окраску основания, ветвей и их концов. Опытный грибник может по этим признакам уже в природе определить вид гриба.

Сложнее узнать многочисленные виды рода *клавария* (Clavaria, табл. 30), хотя и у них встречаются плодовые тела различных окрасок. Для надежного определения нужно микроскопирование гиф и спор.

Плодовые тела грибов рода *клавариадельфус* (Clavariadelphus) цилиндрические, булавовидные или трубовидные, охряно-желтые или рыжеватые (табл. 32).

На гниющих листьях и валежных тонких ветках растет в конце лета *клавариадельфус ситниковый* (C. junceus). Нитевидные бледно-буроватые до 15 *см* плодовые тела его растут обычно на расстоянии сантиметр или два друг от друга. Это один из тех видов грибов, которые в течение года превращают опавшие листья в гумус.

Клавариадельфус усеченный (C. truncatus, рис. 171) — очень крупный, растущий в одиночку гриб. Плодовые тела его до 15 *см* высотой и у вершины до 10 *см* в диаметре. До сих пор этот замечательный вид найден в СССР только в Прибалтике и на Дальнем Востоке.

Очень своеобразен род *мультиклавула* (Multiclavula). Их плодовые тела маленькие, только до 3 *см* высотой и до 2 *мм* диаметром, булавовидные, простые или немного разветвленные, белые или желтые.

Плодовые тела *мультиклавулы весенней* (M. vernalis) кремовые, высотой до 2 *см*, растут боль-

шими группами на песчаной земле, покрывая иногда до 4 $м^2$ земли. Земля между плодовыми телами покрыта тонкой пленкой сине-зеленых водорослей или протонемами мхов. Гриб растет в симбиозе с ними, пленка водорослей перепутана рыхлорасположенными гифами мультиклавулы. Мы имеем дело со своеобразным лишайником, мало похожим на остальные.

Некоторые виды *тифулы* (Typhula) вызывают заболевания культурных растений. В отличие от других рогатиковых грибов у них образуются мелкие бурые или черные склероции, диаметром 1—5 *мм*, которые погружены в ткань растения-хозяина (субстрата). После смерти растения на склероциях образуются мелкие булавовидные плодовые тела, высотой 2—7 *мм* и диаметром 1—2 *мм*.

Тифула инкарнатная (T. incarnata) вызывает один из разновидностей так называемой снежной плесени хлебных и некоторых других злаковых; *тифула клеверная* (T. trifolii) — заболевание клевера и других бобовых.

Рис. 172. Лисичка желтая (Cantharellus cibarius).

СЕМЕЙСТВО ЛИСИЧКОВЫЕ (CANTHARELLACEAE)

Лисичковых долго относили к агариковым (пластинчатым) грибам. Действительно, у целого ряда из них плодовые тела шляповидные и трубковидные, со складчатым гименофором. У других же гименофор неровный, желобчатый или почти гладкий. Многие виды желтые, оранжевые или охряные, а другие — буроватые, сероватые.

От настоящих агариковых грибов лисичковые отличаются двумя признаками. Первый из них хорошо заметен невооруженным глазом: вместо тонких пластинок гименофор состоит из вильчатых складок, край которых тупой или даже округленный.

Второй признак цитологический и уловим только сложным препарированием и окрашиванием препарата, но имеет большое значение для понимания эволюции гименомицетов. Как известно, в базидии происходит слияние ядер дикариона, затем следуют два деления, в результате чего образуются четыре ядра, которые идут через стеригмы в образующиеся споры. Деление ядер может произойти на плоскости, перпендикулярной к мысленной оси базидии, но у немногочисленных гименомицетов веретена деления копуляционного ядра находятся продольно. Такой тип базидии называют стихальным, и он характерен именно для семейства лисичковых. Раньше в этом явлении видели доказательство происхождения «стихобазидиальных» гименомицетов от сумчатых грибов: ведь такое же деление ядер происходит в сумке аскомицетов. В настоящее время большинство микологов в этом цитологическом признаке не видят древность лисичковых. Но в то же время это — явное доказательство в пользу отличия лисичковых от всех агариковых, у которых стихобазидий нет.

В семействе только 4 рода и около 100 видов, которые можно найти во всех частях света. В Советском Союзе известно 3 рода и около 10 видов.

Всем известна *желтая лисичка* (Cantharellus cibarius, рис. 172). Плодовые тела ее можно встретить в хвойных и смешанных лесах от запада до востока СССР, от Карелии до Кавказа (на юге). Плодовые тела яично-желтые, диаметром до 10 *см* и высотой до 12 *см*.

Плодовые тела этого вида растут очень медленно, особенно при сухой погоде. Гриб поселяется в местах с малоразвитым травянистым покровом, быть может, поэтому его можно найти почти только под деревьями или около них. В опытах с искусственным заражением (в лабораторных условиях) установлено, что лисичка образует с сосной микоризу; в природе, по-видимому, может расти и в связи с другими древесными породами.

Лисичка — один из наиболее известных съедобных грибов, которые используют в свежем и консервированном виде (но не в сушеном или соленом). Кроме приятного вкуса, гриб важен большим содержанием некоторых витаминов — B_1 (не меньше, чем в дрожжах!), PP. Содержание микроэлементов (цинка, меди) не меньше, чем у агариковых грибов.

Как с культурным шампиньоном, так и с лисичкой проведены успешные опыты по выращи-

ванию мицелия методом глубинного культивирования. Таким путем можно получить ценный пищевой продукт с высокой биологической продуктивностью. Препятствием промышленного производства для нужд человека является только отсутствие специфического вкуса и аромата у «искусственных грибов».

Менее известным для грибника является представитель другого рода — *серая лисичка* (Craterellus cornucopioides). Плодовые тела его высотой 5—12 *см* и диаметром 3—8 *см* воронковидные или трубовидные, с отвернутым, иногда лопастным наружным краем, полые, с очень тонкой пленчатой мякотью, внутри черно-коричневые или почти черные, снаружи покрыты сероватым низкоскладчатым или слегка морщинистым гимением. Растет гриб обыкновенно большими группами летом и осенью в лесах от Прибалтики до Дальнего Востока, а на юге — до Закавказья. Это хороший съедобный гриб, он пригоден как в свежем, так и в сушеном состоянии (табл. 32).

Внешний облик гриба не особенно привлекателен, а после варки он становится совсем черным. Интересны названия этого вида у разных национальностей: немцы зовут его Totentrompete (труба смерти), а англичане — Horn of Plenty (рог изобилия).

СЕМЕЙСТВО ЕЖОВИКОВЫЕ (HYDNACEAE)

Еще недавно, когда ведущим при систематике гименомицетов считали форму плодовых тел и гименофора, в это семейство включали все грибы, имеющие шиповатый или бородавчатый гименофор. К настоящему времени стало ясно, что этот признак — прекрасный пример конвергенции, который наблюдают у очень многих афиллофоровых грибов, имеющих самое различное происхождение.

В результате углубленных микроскопических исследований к семейству ежовиковых отнесен единственный вид *гиднум выемчатый* (Hydnum repandum). Его плодовые тела имеют пенек и центральную или эксцентрическую ножку. Шляпка диаметром 3—12 *см* выпуклая, от белой до светло-охряной, на нижней стороне густо расположенные шипы. Для этого вида, как и для всего семейства, характерны гладкие бесцветные споры, которые не окрашиваются под влиянием иода (неамилоидные).

Плодовые тела растут с лета до осени под деревьями в хвойных и лиственных лесах всего северного полушария. Гриб малоизвестный, но когда шляпки еще молодые, он вкусен и съедобен.

Близко к ежовиковым небольшое семейство герициевых (Hericiaceae). Грибы отличаются амилоидными спорами и наличием своеобразных гиф, имеющих маслянистое содержимое (г л е о ц и с т и д н ы е г и ф ы). Плодовые тела или в виде прикрепленной боком шляпки, или кустисто-коралловидно-разветвленные, с гименофором в виде висячих шипов.

Во всей лесной зоне у нас летом и осенью растет на валежнике и пнях лиственных пород, особенно березы, *герпций коралловый* (Hericium coralloides). Его плодовые тела коралловидно-разветвленные, величиной до 40 *см*, белые или желтоватые, с густо расположенными очень хрупкими шипами, длиной до 1,5 *см*.

СЕМЕЙСТВО ТЕЛЕФОРОВЫЕ (THELEPHORACEAE)

До начала второй четверти настоящего столетия телефоровыми грибами называли все гименомицеты, имеющие распростертые плодовые тела с гладким или тонкозернистым гименофором. Более углубленное изучение микроскопического строения этой большой группы грибов доказало разнородность телефоровых грибов.

В настоящее время самым важным признаком семейства считают строение и окраску спор. Они могут быть шиповатые или даже с выростами, явно бугорчатые, коричневатые, буроватые или бурые.

Строение плодовых тел может быть самым различным: они распростертые, с гладким или шиповатым гименофором; рогатиковидно-разветвленные; шляповидные, с центральной ножкой и гладким, морщинистым или шиповатым гименофором.

Предпочтение в систематизации этой группы грибов микроскопических признаков казалось многим микологам неприемлемым. Но изучение химического состава плодовых тел подтвердило положение Н. П а т у й а р а, высказанное уже в 1900 г.: у всех изученных представителей семейства, независимо от формы плодового тела, найдено весьма специфическое соединение — телефоровая кислота (один из терфенилхинонов).

Телефоровые грибы распространены во всем мире в местах, где имеются леса; они обитают на древесине, на опаде, на почве. К 18 их родам принадлежит около 200 видов.

Грибы рода *томентелла* (Tomentella) растут на гнилой древесине, валежных стволах, разрушенных уже другими грибами пнях хвойных и лиственных деревьев. Обычно встречаются все оттенки ржавого, коричневого, бурого цветов вплоть до черного (белые, желтые, зеленые, серые, розовые). Плодовые тела всегда распростертые, с мучнистой или слегка зернистой поверхностью. Они так малозаметны, что даже в крупных микологических гербариях представлены очень скудно. Зато они очень красивы

даже при небольшом увеличении микроскопа: хорошо видны гифы, базидии, своеобразные шиповатые или почти звездчатые споры.

Каково значение такой своеобразной оболочки спор? Можно думать, что споры, снабженные длинными шипами, более медленно падают в воздухе (из-за большего трения) и поэтому переносятся ветром дальше, чем гладкие споры. Опытов по сравнению распространения гладких и шиповатых спор, к сожалению, до сих пор почти не проведено.

В сухих сосновых лесах и особенно на лесосеках часто встречается *телефора наземная* (Thelephora terrestris, рис. 173). Ее плодовые тела раковинчатые или почти воронковидные, кожистые, темно-коричневые, с бугорчатым сероватым гименофором. Когда плодовое тело образуется рядом с сеянцем сосны (или какого-либо другого дерева), оно может обволакивать сеянцы и приводить их к гибели. При этом нельзя называть гриб паразитом: он пользуется сеянцем только как подпором. Тем не менее в лесных питомниках этот гриб может вызывать серьезные повреждения.

Когда Thelephora terrestris не найдет подходящей опоры, гриб может образовать на нижней стороне валежных веток или даже небольших камней распростертые плодовые тела. В таком виде он ничем не отличается от видов рода *томентелла* (Tomentella); следовательно, один и тот же гриб может проявляться в различных жизненных формах.

Еще более заметны для наблюдателя природы грибы небольшой группы родов, которых по форме плодового тела иногда называют ежовиковыми грибами. У них шляпка с центральной или эксцентрической, реже боковой ножкой; на нижней стороне шляпки висят густо расположенные шипы.

В роде *гиднеллум* (Hydnellum) у нас известно 8 видов. Все эти грибы имеют кожистую или деревянистую консистенцию, толстую шляпку и центральную ножку.

В хвойных и смешанных лесах в конце лета и осенью часто встречается *гиднеллум плотный* (Hydnellum compactum). Обратноконусовидные плодовые его тела (до 12 *см* в диаметре) растут нередко сросшимися (по 2—3), с войлочной кремовой или коричневатой поверхностью, которая всегда имеет фиолетовый или голубоватый оттенок. Ткань гриба в разрезе с многочисленными голубоватыми полосами. Шипы гименофора бледные, затем ржаво-коричневые.

Не менее часто встречается в хвойных лесах и другой гриб — *гиднеллум ржавчинный* (Hydnellum ferrugineum, рис. 174), который отличается коричневатыми и коричневыми шляпками без фиолетового оттенка и буроватыми полосами в ткани. Растущие плодовые тела нередко

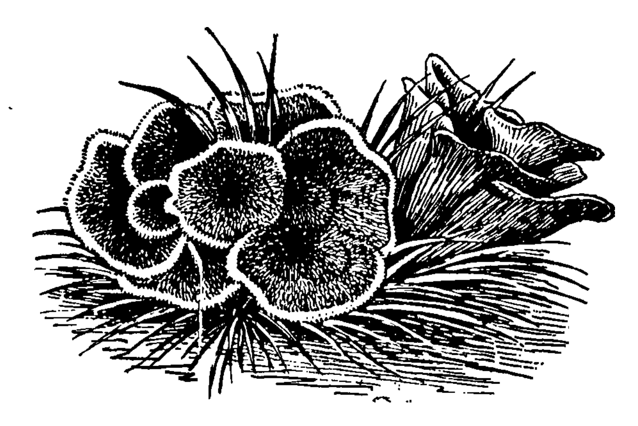


Рис. 173. Телефора наземная (Thelephora terrestris). Плодовые тела.

водянистые, содержат жидкость ржавого цвета, которая нередко выступает каплями на поверхности шляпки. Это явление, хорошо известное как гуттация у цветковых растений, наблюдается у целого ряда дереворазрушающих афиллофоровых грибов. «Излишки» воды возникают, по-видимому, в результате интенсивного процесса обмена веществ во время быстрого роста плодовых тел. Известно также, что конечными продуктами разложения древесины и прочих органических соединений у этих грибов служат углекислый газ и вода.

Третий близкий, растущий в таких же местообитаниях вид — *гиднеллум оранжевый* (Hydnellum aurantiacum) — отличается от описанных меньшими плодовыми телами, до 6 *см* в диаметре, и оранжевой или слегка коричневатой поверхностью. Шипы гименофора беловатые с оранжевым оттенком, у старых плодовых тел буроватые.

Род *саркодон* (Sarcodon) имеет мясистые плодовые тела довольно больших размеров, шляпки нередко до 20 *см* в диаметре. Грибы растут на почве в хвойных и смешанных лесах.

Наиболее распространенный у нас вид — *саркодон черепитчатый* (Sarcodon imbricatus, рис. 175). Шляпка 5—20 *см* в диаметре, коричневая, покрытая крупными, более темными, черепитчато расположенными чешуйками. Шипы до 7 *мм* длиной, светло-коричневые. Ткань горьковатая. Гриб встречается начиная с сентября в хвойных (особенно сосновых) лесах, иногда в большом количестве. Молодые плодовые тела съедобные, но не особенно вкусные.

Почти такие же плодовые тела, но нередко с пурпуровым оттенком и покрытые только едва заметными чешуйками имеет *саркодон лощенный* (S. laevigatus). Иногда плодовые тела даже совсем гладкие, растет в сосновых лесах с июля по сентябрь.

Третий близкий вид — *саркодон светло-бурый* (S. fuligineo-albus, рис. 175) — имеет шляпку несколько меньших размеров (до 10 *см* в диаметре); поверхность голая, вначале беловатая, затем от кремовой до грязно-охряной. В отличие от большинства видов светло-бурая ткань этого саркодона приобретает при высыхании сильный запах кумарина (напоминает запах сушеных корней цикория). Гриб приурочен к сосновым лесам, где растет с конца лета до начала осени.

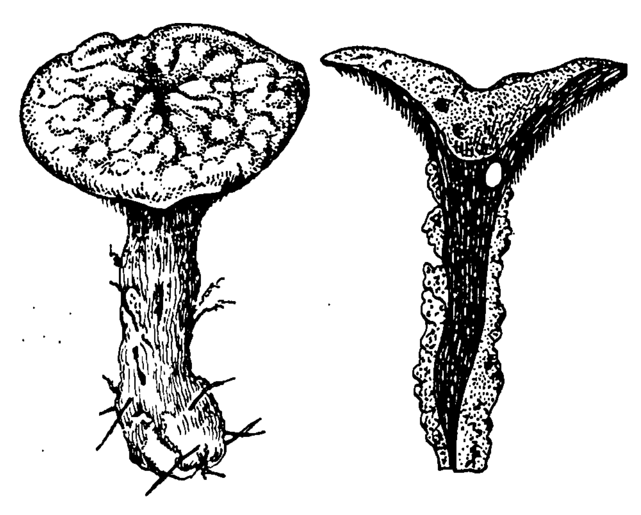


Рис. 174. Гиднеллум ржавчинный (Hydnellum ferrugineum). Плодовые тела (справа — в разрезе).

Рис. 175. Плодовые тела грибов рода саркодон: слева — саркодон черепитчатый (Sarcodon imbricatus); справа — саркодон светло-бурый (S. fuligineo-albus).

ПОРЯДОК АГАРИКОВЫЕ, ИЛИ ПЛАСТИНЧАТЫЕ (AGARICALES)

Виды этого порядка представлены в основном грибами с мягкомясистыми плодовыми телами, с центральной ножкой и шляпкой на ней. Реже плодовые тела имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку. Бывают они и без ножки — сидячие: это характерно для некоторых видов, развивающихся на древесине, таких, как *вешенка обыкновенная* (Pleurotus ostreatus). Гименофор пластинчатый или трубчатый, связанный по происхождению с пластинчатым, как указано было в разделе «Гименомицеты» (стр. 235). Порядок охватывает 13—16 семейств. Деление на семейства производится по окраске спор и гименофора, по наличию или отсутствию частного и общего покрывала и по строению и типу расположения пластинок по отношению к ножке. Пластинки могут быть свободные, не достигающие ножки и достигающие ножки, но не прикрепленные к ней (табл. 33). Пластинки могут прикрепляться к ножке всем краем или зубцом. Есть пластинки, нисходящие по ножке, и т. д. (рис. 176).

Край пластинок бывает ровный, изрезанный, окрашен иначе, чем вся пластинка, и т. д.

Поверхность пластинки — гимений — состоит из базидий с базидиоспорами, парафиз и цистид (см. стр. 114, 241). Известное систематическое значение имеет и анатомическое строение пластинок, особенно их центральная часть — трама. Трамы пластинчатых грибов подразделяют на 4 типа (в соответствии с расположением составляющих их гиф) (рис. 177).

Неправильная трама состоит из неправильной формы переплетающихся гиф. Это типичные толстые гифы (рис. 177). Такая трама характерна для видов рода *лентинус* (Lentinus).

Правильная трама состоит из гиф, которые идут более или менее параллельно длине пластинок. Иногда они переплетаются, сохраняя это направление. Такая трама сложена из гиф с цилиндрическими клетками (рис. 177). Такую структуру имеют пластинки видов рода *лепиота*, или *грибов-зонтиков* (Lepiota).

Билатеральная трама имеет центральную часть, сложенную из параллельных гиф. Эта часть невелика и образует тонкий слой в середине пластинки. От этого слоя трамы гифы расходятся в двух противоположных направлениях к краям пластинки. Они образуют боковой слой трамы (рис. 177). Типичная билатеральная трама развивается в пластинках видов рода *мухоморов*, или *аманита* (Amanita).

Инвертная, или **перевернутая**, трама имеет сходное строение с билатеральной, но гифы боковых слоев как бы перевернуты и направлены к центру пластинки (рис. 177). Такая трама типична для пластинок родов *вольвариелла* (Volvariella), *плютей* (Pluteus).

Агариковые — сапрофиты на почве, опаде и древесине, микоризообразователи (особенно с древесными породами). Немногие из них — паразиты.

СЕМЕЙСТВО БОЛЕТОВЫЕ (BOLETACEAE)

В этом семействе содержится 17 родов и около 250 видов грибов. В Советском Союзе насчитывается 13 родов и около 90 видов.

Плодовые тела болетовых грибов в морфологическом отношении довольно однообразны. Все они не только однолетние, но и эфемерные, растущие всего несколько суток, мясистые, состоящие из шляпки и обычно центральной ножки. Внизу шляпки находится губчатый (трубчатый), исключительно редко переходящий в пластинчатый гименофор, как правило, легко отделяющийся от ткани шляпки.

Большое систематическое значение для определения родов и видов болетовых имеет характер строения шляпки, гименофора и поверхности ножки. Поверхность шляпки может быть гладкой, морщинистой, волнистой, сухой или влажной.

Споры образуются на внутренней стороне трубочек, на особых микроскопических выростах — базидиях со стеригмами, как правило, по 4 на каждой базидии. Споры различают по размерам, в основном длиной от 5 до 20 *мкм*, по форме — от шаровидных (редко) до веретеновидных; по характеру поверхности — гладкие, очень редко скульптурированные; по окраске — в массе белые, розовые, желтые, бурые, оливковые или, наконец, очень редко, черные.

Размеры плодовых тел болетовых грибов варьируют в значительной степени. Диаметр шляпки по величине может быть от 15-копеечной монеты (березовик в Арктике) до полуметра (белый гриб в средней полосе СССР), а соответственно, и по массе — от нескольких граммов до почти 4 *кг*. Однако такие крайние по размерам, очень мелкие и очень крупные, плодовые тела встречаются редко. Обычно вырастают средние, со шляпками от нескольких сантиметров до 20 *см* в диаметре, что зависит главным образом от вида или систематической формы гриба. Ножки плодовых тел у одних и тех же видов нередко тоже значительно отличаются. При произрастании на низких сыроватых местах, среди мхов, травянистых растений они более или менее вытянуты, а в местах сухих с низким моховым покровом или травостоем соответственно короткие, утолщенные.

Растут болетовые грибы чаще на почве в лесах, реже — в тундрах, а также на древесине (2 вида) и как паразиты на других грибах

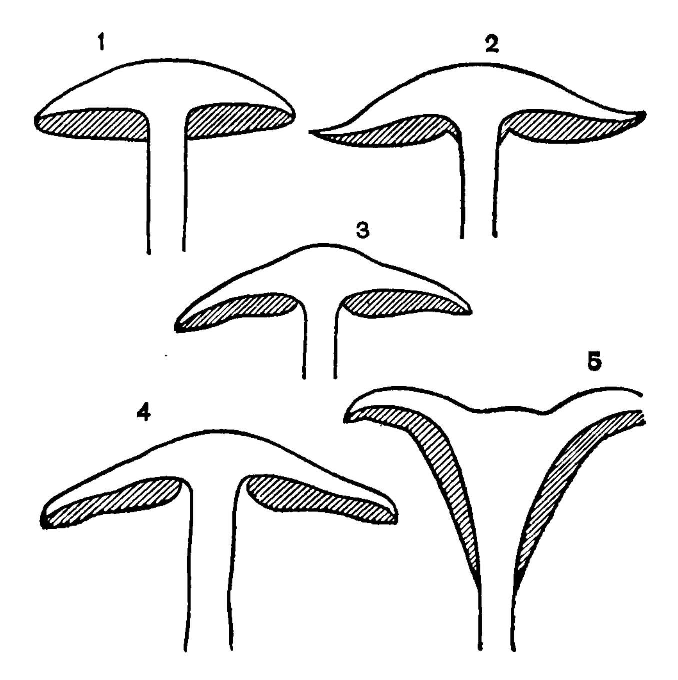


Рис. 176. Типы прикрепления пластинок у агариковых грибов:

1 — прикрепление к ножке всем краем; 2 — прикрепление зубцом; 3, 4 — свободное; 5 — нисходящее по ножке.

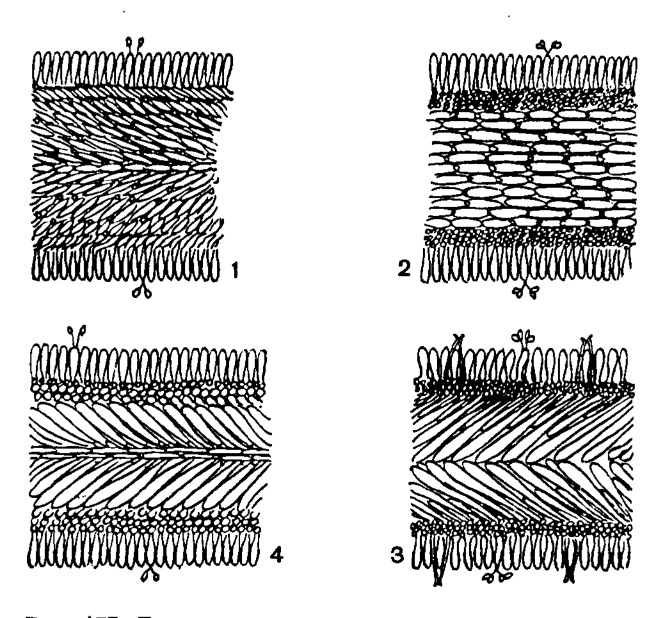


Рис. 177. Типы трамы у агариковых грибов:

1 — неправильная; 2 — правильная; 3 — перевернутая; 4 — билатеральная.

(2 вида). Подавляющее большинство их — микоризообразователи, т. е. находятся в симбиозе с древесными растениями, образуя эктотрофную микоризу. При этом мицелий гриба развивает на самых молодых корнях деревьев плотный наружный чехлик с гифами, отходящими от него отчасти в почву, отчасти проникающими внутрь самой коры корней, где он, распространяясь по межклетникам, образует обычно однослойную грибную ткань, называемую сетью Гартига.

Микоризное сожительство (симбиоз) взаимно выгодно обоим симбионтам: гриб извлекает из почвы для дерева дополнительные, малодоступные питательные вещества и воду, а дерево снабжает гриб продуктами своего фотосинтеза — углеводами.

Болетовые грибы могут образовывать микоризу с одной, с несколькими или даже с многими древесными породами, в систематическом отношении иногда очень удаленными друг от друга (например, с хвойными и лиственными). Но часто наблюдают, что гриб того или иного вида приурочен к деревьям только одного вида или одного рода: к лиственнице, березе и т. д. В пределах же рода — к отдельным видам — они обычно оказываются «нечувствительными». Однако в случае с родом *сосны* (Pinus) наблюдается большая приуроченность не ко всему роду в целом, а к составляющим его двум подродам: к двухвойным соснам (например, к сосне обыкновенной) и к пятихвойным (например, к сибирскому кедру). Нельзя не отметить и таких случаев, когда некоторые микоризные грибы, изолированные от древесных корней, могут, по-видимому, развиваться как сапрофиты, довольствуясь опадом (опавшие хвоя, листья, гнилая древесина) тех древесных пород, с которыми они обычно образуют микоризу. Например, белый гриб был найден на вершине огромного валуна в сосновом лесу, болетин азиатский (спутник лиственницы) — на высоком трухлявом пне березы, произраставшей в лиственничном лесу.

Надо отметить и то, что в искусственно созданных лесонасаждениях из той или иной древесной породы сопровождающие их особенно характерные виды микоризных грибов встречаются иногда очень далеко от границ своего естественного ареала. Кроме древесных пород, для произрастания болетовых грибов большое значение имеют тип леса, тип почвы, ее влажность, кислотность и т. д.

В природе мы отчетливо наблюдаем связь между нахождением тех или иных видов грибов с отмеченными условиями местообитания: одни из них растут в сухих, другие — во влажных типах леса; одни — на песчаных, другие — на глинистых или торфяных почвах, на кислых — с низким показателем pH или на щелочных — с высоким показателем pH и т. д. Отдельные указания на более или менее характерную приуроченность их в этом отношении будут приведены далее при кратких описаниях видов грибов.

По своему географическому распространению семейство болетовых космополитное, кроме Антарктиды, охватывает все континенты, но при этом отдельные роды и виды его распространены очень неравномерно. Подавляющее большинство грибов произрастает в лесах умеренных широт Евразии и Северной Америки. Здесь же сосредоточено и наибольшее разнообразие их видов. Вследствие этого можно предположить, что с умеренными широтами в основном связано и происхождение болетовых грибов.

Виды американских грибов встречаются в Японии, Китае и на Дальнем Востоке нашей страны.

Кроме северной умеренной зоны, болетовые грибы произрастают еще и в холодной зоне, в тундрах Арктики, где их известно лишь 3—4 вида, причем очень широко распространена и часто встречается только одна горноарктическая форма березовика с мелкими плодовыми телами — Leccinum scabrum f. rotundifoliae. В жаркой пустынной зоне болетовые отсутствуют. В тропической лесной зоне они появляются вновь, но в очень небольшом числе видов. В умеренной зоне южного полушария их тоже немного, а в южной холодной зоне, в Антарктиде, отсутствуют. При этом в одной и той же зоне они распространены очень неравномерно. Так, в северной умеренной зоне холодостойкие виды идут далеко на север и переходят в тундру, а более теплолюбивые, наоборот, ограничиваются умеренными или даже только самыми теплыми южными широтами.

Образование плодовых тел у болетовых грибов происходит в разные сроки. В средних умеренных широтах — с июня по октябрь, очень редко — в мае и ноябре; на Черноморском побережье Кавказа еще и в декабре, январе, причем и в эти сроки плодовые тела появляются не все время, а с перерывами, вследствие чего в плодоношении образуется несколько периодов, называемых в народе «слоями» или «наростами». В среднелесной полосе таких слоев бывает 4—5; на севере, в тундре и в высокогорьях, наоборот, только один такой слой — обычно в августе, очень редко начинается иногда с конца июля. Замечено также, что в одни и те же годы, особенно урожайные, тот или иной гриб образует плодовые тела почти повсюду в определенном районе, а в другие годы, менее урожайные,— лишь в отдельных участках. Все это зависит от вида гриба,

от погоды текущего сезона и от условий местообитания, где он произрастает. Однако точно предсказать, где и когда будет урожай либо неурожай, наука пока еще не может.

В связи с только что сказанным очень различной бывает и урожайность болетовых грибов с единицы площади. По имеющимся сведениям, например, урожайность белого гриба при благоприятных условиях произрастания достигает около 500 *кг*, а масленка — даже почти 1000 *кг* свежих грибов с 1 *га*. Вместе с тем в неурожайные годы можно получить всего несколько килограммов с 1 *га* либо совсем ничего. При вычислении запасов грибов в среднем иногда принимают 100 *кг* с 1 *га*. Однако урожайность часто снижается в значительной степени, а в некоторые годы — даже до полного уничтожения вредителями из мира насекомых. Максимальный вред болетовым грибам наносят личинки мух из семейства Muscidae, в то время как почти всем пластинчатым грибам — личинки лесных комаров из семейства Mycetophilidae. Что касается грибных вредителей, то на живых плодовых телах болетовых они встречаются очень редко. Сравнительно чаще из них можно встретить представителей из рода Sepedonium, особенно S. chrysospermum, обычно развивающихся на нижней стороне шляпки, сначала в виде белой, потом ярко-золотисто-желтой плесени, в которой под микроскопом легко видны его ярко-золотисто-желтые бородавчатые споры (хламидоспоры).

Вероятно, ввиду того что подавляющее большинство видов болетовых грибов являются микоризообразователями, в культуре их, как правило, не удается довести до плодоношения и поэтому их искусственно не разводят. Исключение представляют два близких вида моховиков, которые произрастают на древесине и у которых были получены плодовые тела в культуре (стр. 268).

Мицелий болетовых грибов в культуре у представителей одних родов (Boletinus, Suillus, Xerocomus) развивается несколько лучше, чем у других (Leccinum, Boletus). Споры болетовых прорастают вообще с большим трудом, иногда удавалось добиться этого лишь после добавления в культуру гриба дрожжей или бактерий.

Плодовые тела подавляющего большинства видов болетовых грибов съедобны, и их используют в пищу. Ассортимент видов съедобных грибов среди болетовых очень различен в разных странах и даже в пределах одной и той же страны. В таких странах, как Великобритания и США, дикорастущие грибы вообще не собирают и не используют. Не употребляют в пищу грибы народы Крайнего Севера СССР: эвены, ненцы, чукчи, эскимосы и другие. Довольно равнодушны к ним коренные народы Средней Азии, Кавказа, а также центральных и восточных областей страны, например татары, башкиры. И наоборот, русские, где бы они ни жили, являются большими любителями грибов, причем не только в смысле их использования в пищу, а считают за большое удовольствие даже сам их сбор. Однако и у них количество собираемых грибов не вполне постоянно и подвержено значительным колебаниям. Последнее зависит в большой степени от местности, где они проживают, от того, какие виды грибов там произрастают, а также от их урожая. В урожайные годы обычно собирают грибы только наиболее ценных видов; в неурожайные же и в очень перенаселенных местностях, как правило, собирают все, включительно до самых малоценных. Самым известным и дорогостоящим в семействе болетовых и всех вообще грибов в СССР является белый гриб, относящийся к 1-й категории ценности; затем идут осиновик, березовик, маслята — к 2-й категории; моховики обычно относят к 3-й категории, а такие, как козляки и болетины,— к 4-й.

Болетовые грибы употребляются в пищу, как и другие из агариковых, свежими (вареные, жареные) или тем или иным способом консервированными, но солят их по сравнению с другими грибами редко.

Что касается ядовитых грибов, то таких среди болетовых, по-видимому, нет. Только очень немногие из них несъедобны из-за горького или вообще неприятного вкуса мякоти (об этом будет сказано при описании отдельных видов). В условиях Евразии таких видов насчитывают всего не более одного десятка. Правда, в литературе, особенно в западноевропейской, очень часто отмечалось и отмечается теперь наличие среди болетовых ядовитых и даже очень ядовитых видов. Рекорд в этом отношении побил так называемый сатанинский гриб, носящий такое же устрашающее и научное название — Boletus satanas! Но в последнее время все чаще стали появляться сведения о нем, особенно во французской и чехословацкой литературе, как о вполне съедобном и даже вкусном (в вареном и жареном виде) грибе. Дурная слава о сатанинском грибе, возможно, произошла и распространялась потому, что его пробовали есть прямо сырым (например, в салатах), без кулинарной обработки, и в таких случаях от него действительно происходили неприятные гастрические явления, смертельных случаев не было зарегистрировано.

Сообщения о ядовитости свежих грибов часто встречались и в отношении других видов. Особенно «доставалось» дубовику оливково-бурому (B. luridus), который из-за этого, под стать сатанинскому грибу, по-немецки

и называется Hexenpilz («ведьмин гриб»). Потом оказалось, что в этом отношении стали считать небезгрешным даже наш обычный осиновик и некоторые другие грибы с синеющей на изломе мякотью.

Теперь интересно взглянуть, как к этому положению о ядовитости отмеченных болетовых грибов относились сборщики грибов и авторы специальной литературы в России и в СССР. Прежде всего сборщики болетовых грибов сырыми их никогда не ели. Сатанинский гриб из-за его редкой встречаемости и незначительного обилия, как правило, вообще не был знаком нашим сборщикам или не отличался ими от обычных видов дубовиков — оливково-бурого и крапчатого. Что же касается этих последних, то там, где они произрастают, их обычно использовали и используют теперь в пищу жареными или вареными. Таким образом, вопрос о ядовитости их даже не возникал и не возникает. Правда, некоторых людей иногда отпугивала яркая окраска гриба и посинение мякоти на изломе. Такие грибы они не брали или использовали только после предварительного отваривания.

Что касается русской и советской микологической литературы, то она до последнего времени в указанном отношении следовала за зарубежной, считая, например, Boletus satanas очень ядовитым. В одной статье к ядовитым был причислен и дубовик оливково-бурый, но последнее вскоре же было оспорено.

Следует еще отметить, что некоторые болетовые грибы содержат в своих плодовых телах антибиотические вещества, которые есть и в еловой форме белого гриба (Boletus edulis f. edulis). Они действуют бактериостатически на кишечную палочку (Escherichia coli) и разновидности туберкулезных микробов (Mycobacterium tuberculosis var. hominis и M. tuberculosis var. bovis), а также на некоторые сапрофитные микроорганизмы из почв естественных местообитаний гриба.

Известно, что в плодовых телах болетовых содержатся антибластические вещества, действующие против злокачественных опухолей у мышей. Из таких видов известен, как *белый гриб* (Boletus edulis), так и *сатанинский гриб* (B. satanas, табл. 34). Однако о дальнейших исследованиях в этом направлении сведений нет.

Прежде чем перейти к систематической характеристике болетовых грибов, надо немного остановиться на русских названиях, которые к ним применяют.

В прежнее время на Руси грибы вообще назывались губами. В XV—XVI вв. их у нас стали называть также и грибами. При этом известно, что так называли сначала только болетовые или даже один белый гриб («Пироги и с грибы, и с рыжиками, и с груздями...», «Грибы сушити и грузди и рыжики солити». «Домострой», XVI в.). В настоящее время сборщики грибов уже различают много видов или групп их: обабки, масленки, моховики. Как правило, эти названия применяют к наиболее обычным, часто встречающимся и имеющим то или иное практическое значение грибам. Но очень многие виды и роды, не имевшие ранее собственных русских названий, не имеют их и теперь. В результате авторам, пишущим о грибах, иногда приходится их создавать. Для родов в отдельных случаях оказывается более удобным использовать отмеченные выше народные названия групп, но, если таких нет, создавать их вновь, обычно путем транслитерации с латинского. Что касается видовых эпитетов, то, если нет соответствующих народных, они не транслитерируются с латинского, а переводятся. В тех случаях, когда перевод с латинского оказывается почему-либо неудобным, его производят от другого, более или менее характерного признака, чем существующее латинское название. Надо заметить, что такие новые названия нескоро прививаются в народе, особенно если грибы (их носители) не имеют практического значения. Но как только они начинают его иметь, как только об этих грибах начинают говорить, так названия усваиваются очень быстро и закрепляются на практике.

В систематическом отношении семейство болетовых (Boletaceae) объединяет 5 подсемейств: стробиломицетовидные (Strobilomycetoideae), болетовидные (Boletoideae), масленковидные (Suilloideae), гиропоровидные (Gyroporoideae) и гиродоновидные (Gyrodonoideae).

Подсемейство стробиломицетовидные содержит в основном 2 рода — *стробиломицес* (Strobilomyces) и *болетелл* (Boletellus).

Род стробиломицес, или шишкогриб, имеет шляпку негладкую, чешуйчатую. В умеренной полосе Европы, Азии и Северной Америки наиболее распространен только один вид — *шишкогриб хлопьеножковый* (Strobilomyces floccopus), с чешуйчатой шляпкой, сетчато-орнаментированными, в массе буро-черными спорами. Этот гриб растет в лиственных и смешанных лесах.

В СССР встречается изредка в Карпатах, на Кавказе и на юге Дальнего Востока. Шишкогриб съедобен, но из-за редкой встречаемости и невысокой пищевой ценности хозяйственного значения не имеет.

Род болетелл охватывает грибы, у которых споры длинные, до 20 *мк*, гладкие, продольно-бороздчатые или крылатые, в массе оливково-черные. Распространен болетелл в Северной Америке, в тропиках и субтропиках Централь-

ной Америки, на островах Океании, в Австралии, Азии и Африке. В Европе он не встречается.

К подсемейству болетовидных относят большинство родов семейства болетовых.

Род *порфировик* (Porphyrellus) представлен грибами со спорами обычно гладкими, заметно удлиненными, в массе красноватыми до коричневых. Из девяти видов рода только один широко распространен в Старом и Новом Свете северного полушария — *порфировик порфироспоровый* (P. pseudoscaber). Плодовое тело бархатистое, темное. Произрастает в широколиственных, реже хвойных лесах в Европе, Азии и Северной Америке. В СССР отмечен там же, где шишкогриб хлопьеножковый, а также на юго-западе Украины и в горном лесу южной Киргизии. Съедобен, но неценный. На юге Дальнего Востока встречается еще несколько видов этого рода.

У грибов рода *тилопил* (Tylopilus) гименофор обычно светлый. Споровая пыль розоватая или светло-буроватая. В роде 18 видов.

Желчный гриб (T. felleus, табл. 34) похож на белый гриб, но губчатый слой у него розоватый и ножка вверху не с белым, а с темным сетчатым рисунком на более светлом фоне; мякоть горькая. Желчный гриб обитает в хвойных и лиственных лесах Европы, Азии (Япония) и Северной Америки; в СССР — в европейской части и на Кавказе. Очень редко встречается в Западной и Восточной Сибири, а на Дальнем Востоке пока не обнаружен (там другой вид). Из-за горькой мякоти несъедобен.

Род *обабок* (Leccinum) объединяет около 25 видов, однако многие из них некоторые авторы признают только как подвиды, разновидности или формы других видов. Распространен обабок в Арктике, умеренной зоне и субтропиках. Ножка гриба обычно цилиндрическая или постепенно утолщена книзу, с чешуйчатой (как бы с заусеницами) поверхностью. Самые распространенные, обычно 2-й категории ценности съедобные грибы. При сушке и варке они чернеют, поэтому их называют черными.

В северном полушарии из обабков очень часто встречается *березовик обыкновенный* (L. scabrum, табл. 34), представленный многими формами. Шляпка чаще серо-бурая, буроватая, но бывает почти черная или белая. Мякоть на изломе не изменяется. Поселяется всегда только рядом с березой различных видов, в лесах и на болотах умеренной зоны, а также в тундрах Арктики и в некоторых высокогорных лесах более южных местностей. Известен в Старом и Новом Свете.

Березовик розовеющий (L. oxydabile), от березовика обыкновенного обычно хорошо отличается «мраморной» окраской шляпки. Бурые участки ее перемежаются с более светлыми или даже белыми, а также сравнительно более крупными серыми чешуйками на ножке, розовеющей мякотью на изломе и образованием плодовых тел только осенью. Произрастает этот гриб обильно в северных сырых лесах и в тундрах, а также на высокогорьях с тем или иным видом древесных и кустарниковых берез. Известен на севере Западной Европы. В СССР его обычно собирают и используют в пищу вместе с березовиком обыкновенным.

Грабовик (L. griseum) тоже очень сходен с березовиком обыкновенным, но мякоть его на изломе синеет, затем чернеет. Произрастает он не с березой, а с грабом или грабинником, реже с другими лиственными породами в южной половине лесной зоны. В СССР встречается чаще в Крыму, на Кавказе, а также в Карпатах.

Осиновик красный (L. aurantiacum, табл. 34), как и березовик, имеет много форм, отличающихся в основном окраской шляпки и произрастанием с различными древесными породами. Шляпка со свисающей по краю кожицей, красная, оранжевая, буроватая, реже желтая или белая. Мякоть на изломе обычно лиловеет или синеет, под конец чернеет. Произрастает осиновик чаще с осиной, березой, реже с дубом, тополем, сосной, елью. Распространен в Старом и Новом Свете. В умеренных условиях северного полушария вместе с березовиком является одним из самых распространенных и ценных съедобных грибов.

Обабок чернеющий (L. nigrescens) имеет плодовое тело, в том числе и губчатый слой, более или менее желтоватое, светло-желтое. Ножка гриба с чешуйками, расположенными продольными рядами; мякоть краснеет на изломе, потом чернеет. Произрастает с дубом, буком. Известен в Европе. В СССР отмечен в Карпатах и на Кавказе.

Обабок дальневосточный (L. extremiorientalis) отличается шляпкой морщинистой, бугорчатой, со свисающей по краю буроватой кожицей. Губчатый слой шляпки — грязновато-желтоватый; ножка с мелкими, редкими чешуйками. Произрастает гриб в дубняках на Дальнем Востоке СССР, где был впервые найден и описан. Предполагают, однако, что этот вид идентичен с североамериканским L. subglabripes и, возможно, принадлежит не к роду *обабок* (Leccinum), а к роду *болет* (Boletus). Гриб съедобен.

Обабок окрашенноногий (L. chromapes) легко отличается от всех других обабков розоватой окраской шляпки, желтоватой ножкой с розовыми чешуйками, розовой, а в основании ножки ярко-желтой мякотью, желтым мицелием и розоватыми спорами. Произрастает с дубом и березой. Этот вид гриба североамери-

канско-азиатский. В СССР известен лишь в Восточной Сибири (Восточный Саян) и на Дальнем Востоке. За розоватые споры некоторые авторы относят его не к роду обабок, а к роду тилопил (Tylopilus).

Род *болет* (Boletus) содержит 50 видов. Плодовое тело этих грибов обычно крупное, толстомясистое. Ножка чаще клубневидно-утолщенная, особенно у молодых, с характерным рельефным сетчатым рисунком, начинающимся от вершины, реже с мелкими хлопьями или совсем гладкая.

Один из самых распространенных видов этого рода и всего семейства — *белый гриб* (B. edulis, табл. 34). Он самый ценный в пищевом отношении из всех съедобных грибов вообще. Имеет около двух десятков форм, отличающихся главным образом окраской плодового тела и микоризной приуроченностью к той или иной древесной породе. Шляпка беловатая, желтая, буроватая, желто-бурая, красно-бурая или даже почти черная. Губчатый слой у молодых экземпляров чисто-белый, позднее желтоватый и желтовато-оливковый. На ножке светлый сетчатый рисунок. Мякоть белая, на изломе не изменяется. Произрастает с очень многими древесными породами — хвойными и лиственными, в средней полосе европейской части СССР — чаще с березой, дубом, сосной, елью, но ни разу в СССР не был отмечен с такой распространенной породой, как лиственница. В арктической и горной тундрах изредка произрастает с карликовой березкой. Вид голарктический, однако в культурах соответствующих древесных пород известен и вне Голарктики (например, Австралия, Южная Америка). Местами произрастает в изобилии. В СССР белый гриб обитает преимущественно в европейской части, в Западной Сибири, на Кавказе. Очень редок он в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Белый гриб используется в свежем виде и в различных заготовках, особенно ценится сушеный. Белым называется потому, что при варке и в заготовках мякоть его не темнеет.

Следующие три вида болетов довольно близки между собой: *болет буро-желтый* (B. appendiculatus) с бурой шляпкой; *болет Фехтнера* (B. fechtneri) с серебристо-белой или бледной серовато-буроватой; *болет королевский* (B. regius) с розовой или красной шляпкой. Все они отличаются от белого гриба желтым губчатым слоем и желтой, синеющей на изломе мякотью. У болета Фехтнера мякоть белая, голубеет на изломе. Это теплолюбивые виды, произрастающие в широколиственных лесах, обычно на более или менее карбонатных почвах. Распространены в основном в Европе, чаще в Средиземноморье; в СССР — в Крыму, на Кавказе; некоторые встречаются на севере Украины и в Прибалтике, изредка отмечаются на Дальнем Востоке. Возможно, одни из них, различающиеся главным образом по окраске плодового тела, представляют только формы других видов.

Далее рассмотрим такие виды (тоже теплолюбивые), у которых губчатый слой и мякоть, как и у предыдущих, более или менее желтые, желтоватые, но ножка без сетчатого рисунка.

У *болета Юнквилла* (B. junquilleus) почти все плодовое тело ярко-желтое, мякоть резко синеющая на изломе. Произрастает изредка в буковых и дубовых лесах Западной Европы, в СССР не отмечен.

Болет полубелый (B. impolitus) имеет шляпку охристо-желто-коричневую с красноватыми или ржаво-буроватыми пятнами. Мякоть его с неприятным запахом карболки или иодоформа, но не всегда, иногда почти без запаха. Поселяется этот гриб обычно под дубами, единично и группами. Растет в Европе и Северной Америке; в СССР известен в центральной и южной полосе европейской части. Из-за неприятного запаха в некоторых местностях его не собирают, но отдельные сборщики, например в окрестностях Харькова и Умани, охотно используют его в пищу после предварительного отваривания.

Для следующих двух видов грибов характерен горький вкус и несколько неприятный запах, вследствие чего оба они отмечены в литературе как несъедобные.

Болет красивый (B. calopus) отличается шляпкой сероватой или охристо-буроватой. Ножка его у вершины лимонно-желтая, ниже красная до темно-красной, у основания — до бурой. Растет этот гриб в хвойных и лиственных лесах Европы; в СССР известен в европейской части (Прибалтика, Украина), на Кавказе и на Дальнем Востоке.

У следующей группы грибов рода болет характерным признаком служит красная или оранжевая окраска трубчатого слоя. Ножка чаще более или менее клубневидная, с сетчатым рисунком, пунктированно-чешуйчатая или почти гладкая. Как и виды предыдущей группы, они произрастают преимущественно в широколиственных лесах. Распространены в основном в Европе, реже на других континентах. Всего в этой группе насчитывается около десятка видов. Из них чаще встречается *дубовик оливково-бурый* (B. luridus, табл. 34). Шляпка его оливково-бурая; губчатый слой оранжево-красный и от надавливания резко синеющий; сетчатый рисунок на ножке с удлиненными петлями. Произрастает дубовик с дубом, буком, но изредка и другими породами. Распространен

в Европе, Северной Африке, Азии (Малая Азия, Япония) и, возможно, в Северной Америке. В СССР встречается в европейской части (доходит до широты Ленинграда), на Кавказе; очень редок в Западной Сибири и на юге Дальнего Востока, известно изолированное местонахождение в Восточной Сибири (Красноярский край), где он произрастает с березой.

Сатанинский гриб (B. satanas, табл. 34) имеет шляпку беловатую, светло-зеленоватую или светло-серовато-желтоватую, нередко с розоватыми пятнами, особенно по краю. Трубчатый слой сначала желтоватый, потом оранжевый и до красного; ножка толстая, клубневидная, светлоокрашенная, обычно с розоватыми пятнами, не с удлиненными, а с более или менее округлыми петлями сетчатого рисунка. Мякоть белая или слегка желтоватая, местами розоватая, голубеет на изломе, потом восстанавливается, с несколько неприятным запахом. Произрастает обычно в дубняках, на более или менее карбонатной почве. Распространен в Европе, Азии (Япония) и Северной Америке (Калифорния). В СССР встречается на Кавказе, на юге европейской части до Киевской и Рязанской областей.

Дубовик крапчатый (B. erythropus) очень походит на дубовик оливково-бурый, но на ножке не имеет сетчатого рисунка, вместо него — только мелкие, карминно-красные чешуйки. Распространен в Европе, Северной Африке, Малой Азии. Его географический ареал в СССР почти тот же, что и у дубовика оливково-бурого: в европейской части доходит до Ленинграда, встречается на Кавказе, юге Дальнего Востока и изолированно в Восточной Сибири. Оба эти гриба вполне съедобны.

Дубовик Келе (B. queletii) сходен с предыдущими видами, но ножка его гладкая, без сетчатого рисунка и чешуек. Распространен этот гриб в Европе и Северной Африке. В СССР встречается чаще на Кавказе, реже на Украине, но далее к северу не отмечен. Известен также на Дальнем Востоке.

Род *моховик* (Xerocomus) объединяет представителей, как правило, с мелкими или средними по размерам плодовыми телами. Поверхность шляпки моховика обычно волокнистая, сухая. Трубчатый слой с довольно крупными, реже с мелкими порами, желтый, зеленовато-желтый; трама трубочек регулярная; ножка, как правило, более или менее цилиндрическая. Видов немного, притом не очень однородных. В последнее время некоторые авторы снова стали включать его в род болет.

В биологическом отношении виды моховиков довольно разнообразны. Большинство из этих грибов напочвенные, но два поселяются на древесине, а два паразитируют на грибах. Могут образовывать микоризу, но нечетко, с различными древесными породами. Все виды, особенно наиболее распространенные, вполне съедобны, хотя и не имеют очень высокой пищевой ценности (обычно это грибы 3-й категории).

Наиболее известен и очень распространен *моховик зеленый* (X. subtomentosus, табл. 35). Шляпка его желто- или буровато-оливковая, войлочная; трубчатый слой ярко-желтый, с широкими угловатыми порами. Произрастает в лесах, под различными хвойными и лиственными породами, иногда на гнилой древесине, на муравейниках, но, как правило, единично. Это голарктический вид, в СССР известен во всех лесных районах.

Моховик каштановый (X. spadiceus) очень сходен с предыдущим, но шляпка бурая, красновато-бурая или каштанового цвета. Встречается редко, обычно с елью. Некоторые авторы считают его только формой предыдущего вида.

Моховик желтомясый (X. chrysenteron) отличается от обоих предыдущих видов светло- или оливково-зеленым трубчатым слоем и ножкой красного цвета. Произрастает в хвойных и лиственных лесах Европы, Северной Америки, Азии (Япония). В СССР чаще и обильнее встречается в дубовых лесах южной половины европейской части.

Моховик тупоспоровый (X. truncatus) очень похож на грибы двух предыдущих видов, но отличается от них спорами с притупленным («срезанным») концом. Отмечен в Европе и Северной Америке; в СССР собран в европейской части (ряд областей Украины, Саратовская область) и на Северном Кавказе.

Три следующих вида, произрастающих на почве, различные авторы относят то к данному роду моховиков, то к предыдущему роду болетов. Два первых из них по внешнему виду сходны с обычными моховиками, но отличаются от них дивергентной трамой трубочек, как у болетов. Хозяйственного значения из-за редкой встречаемости они не имеют.

У *моховика красноватого* (X. rubellus) шляпка и ножка красного цвета; трубчатый слой желтый; мякоть на изломе слегка синеет. Произрастает гриб в лиственных лесах, известен в Европе, Северной Африке, Восточной Азии, Северной Америке; в СССР — на юге европейской части, на Кавказе и Дальнем Востоке. Встречается редко.

Моховик припудренный (X. pulverulentus) походит на моховик зеленый, но ножка книзу с точечным красно-коричневым налетом и на изломе очень быстро синеющей мякотью. Обитает гриб в лиственных и смешанных лесах, чаще на песчаных почвах. Известен в Европе и Северной Америке; в СССР изредка встре-

чается в европейской части, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Польский гриб (X. badius, табл. 35) похож либо на моховик, либо на болет, вследствие чего относится то к тому, то к другому роду или даже выделяется в особый род *псевдоболет* (Pseudoboletus). Ножка от цилиндрической до клубневидной; шляпка каштаново-бурая, в сухую погоду сухая, в сырую клейкая; трубчатый слой сначала беловатый (вследствие этого иногда смешивается с белым грибом), затем бледно-зеленовато-желтоватый; поры довольно мелкие, округлые; трама трубочек обычно более сходна с той, что бывает у моховиков,— регулярная, но иногда приближается к дивергентной; мякоть беловатая, на изломе более или менее синеет. Произрастает в хвойных, реже в лиственных лесах, иногда на гнилых пнях или на коре, у основания стволов. Распространен польский гриб в Европе, Азии и Северной Америке; в СССР часто встречается в европейской части, особенно на западе, и лишь изредка — на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (о. Кунашир) и в Средней Азии (окрестности Алма-Аты). Это хороший съедобный гриб 2-й категории ценности. В прежние времена торговцы фальсифицировали им сушеный белый гриб, поскольку у него низ шляпки тоже беловатый.

Следующие четыре вида из этого рода хорошо различаются по своеобразным условиям местообитания: *моховик паразитирующий* (X. parasiticus) и *моховик астреевый* (X. astraeicolus). Первый растет на *ложном дождевике* (Scleroderma aurantium), второй — на *звездчатке гигрометрической* (Astraeus hygrometricus, табл. 50). Первый известен в Европе, Северной Африке и Северной Америке; в СССР встречен в двух пунктах европейской части (Смоленская область и Белоруссия), а второй известен пока лишь в Японии.

Моховики третьего и четвертого видов произрастают на древесине — пнях, у основания стволов и на опилках хвойных пород. Некоторые систематики помещают их в другие роды (Pulveroboletus, Phlebopus) или выделяют в особый род Buchwaldboletus.

Моховик полузолотистый (X. hemichrysus) серно-желтого цвета, с нисходящим трубчатым слоем. Известен в Европе и Северной Америке; в СССР — в европейской части (Полтавская область), на Кавказе и на Дальнем Востоке. Всюду очень редок.

Моховик древесный (X. lignicola) сходен с предыдущим, но по окраске не желтый, а красно-коричневый. В СССР не отмечен.

О двух последних видах было сказано выше, что у них довольно легко образуются плодовые тела в культуре, в то время как у остальных болетовых вырастить плодовые тела затруднительно или вообще пока не удается.

Род *пульвероболет* (Pulveroboletus) характеризуется тем, что шляпка его с порошковатым налетом. Губчатый слой со слегка нисходящими трубочками, серовато-бурый или зеленовато-желтый; трама трубочек дивергентная, ножка неклубневидная, гладкая или с сетчатым рисунком. Распространен преимущественно в Северной Америке; в СССР встречены лишь 2 вида, оба на Дальнем Востоке (Приморский край), общие с североамериканскими.

Пульвероболет Равенеля (P. ravenelii) имеет шляпку около 5 *см* диаметром, с желтым налетом по краю, с остатками покрывала; мякоть синеет на изломе, мицелий желтый. Произрастает с дубом.

У *пульвероболета сетчатоножкового* (P. retipes) шляпка до 10 *см* диаметром, иногда с заметным налетом; ножка почти до основания с резким сетчатым рисунком, оливково-желтая; мякоть горькая, мицелий ярко-желтый. Произрастает с дубом. Вид особенно близок к представителям рода болет.

В роде *авреболет* (Aureboletus) лишь один вид — *авреболет красный* (A. cramesinus). Гриб мелкий, шляпка клейкая, при высыхании блестящая, розовая или красная, иногда с буроватым или сероватым оттенком; трубчатый слой у одного и того же экземпляра с мелкими или средними по размерам порами, ярко-желтый, с трамой трубочек резко дивергентной; ножка несколько клейкая, желтая, переходящая в розовую; мякоть белая, на изломе не изменяется, иногда несколько кисловатая на вкус. Произрастает гриб в широколиственных лесах Европы и Северной Африки; в СССР пока известен лишь на Кавказе (Закавказье). Практического значения как съедобный не имеет из-за редкой встречаемости и малых размеров плодового тела.

Род *филлопор* (Phylloporus), по-видимому, содержит один вид, значительно варьирующий в своих признаках,— *филлопор красно-желтый* (P. rhodoxanthus). Шляпка гриба с волнистым краем, растрескивающаяся, кирпично-красная или с оливковым оттенком; гименофор очень своеобразный по своему строению — промежуточный между губчатым и пластинчатым, иногда более приближается к губчатому, как бы с широкими угловатыми порами, иногда к пластинчатому, с более или менее значительными перемычками между пластинками, нисходящими на ножку, желтый. В настоящее время этот вид систематики относят то к семейству болетовых (Boletaceae), как здесь, то к семейству свинуховых (Paxillaceae). Обитает он в лиственных и хвойных лесах. Встречается в Европе, Азии (Япония), Северной Америке

в СССР пока известны лишь два его местонахождения — в европейской части (Винницкая область) и на Кавказе (окрестности Хосты).

Подсемейство масленковидные объединяет несколько родов.

Род *масленок* (Suillus) содержит около 50 видов, распространен в основном в умеренных областях северного полушария. Плодовое тело бывает от мелкого до среднего; шляпка обычно слизистая, клейкая; ножка сплошная, с кольцом — остатком пленчатого покрывала, или с бородавочками (зернышки, железки), или с тем и другими, реже без них. Трама трубочек дивергентная. Грибы этого рода — микоризообразователи, произрастают с хвойными породами, исключительно редко с лиственными. Многие из них встречаются часто и обильно, съедобны, довольно высокой пищевой ценности (2-я категория).

Первая группа перечисленных далее видов этого рода характеризуется наличием бородавочек на ножке и тем, что образует микоризу с соснами, реже с другими хвойными породами, но не с лиственницей. Произрастая с соснами, большинство видов приурочено к двухвойным соснам (например, к нашей сосне обыкновенной) или к пятихвойным (например, к сибирскому кедру и кедровому стланику).

Масленок желтый (S. luteus, табл. 35). Его шляпка по окраске от бурой до желтой, клейкая; трубчатый слой мелкопористый, лимонно-желтый; ножка с клейким снаружи кольцом. Произрастает обычно с двухвойными соснами, причем с сосной обыкновенной идет к северу до северной границы ее распространения и на юге — до южной. Предпочитает изреженные леса, опушки, обочины дорог и т. д. Циркумполярный вид известен в южном полушарии в культурах той же сосны.

Масленок зернистый (S. granulatus) очень похож на предыдущий, но отличается от него отсутствием кольца на ножке. Произрастает с двухвойными соснами и в тех же местах, что предыдущий, но чаще и обильнее бывает на несколько более карбонатных почвах и в условиях более теплого климата. Имеется сообщение, что изредка встречается и с пятихвойными соснами.

Масленок белый (S. placidus, табл. 35) весь почти белого цвета; ножка без кольца, обычно с красноватыми или бурыми бородавочками, почти сливающимися в валики. Произрастает с пятихвойными соснами: в Европе (Альпы) — с Pinus cembra, на востоке Северной Америки — с P. strobus, в Сибири и на Дальнем Востоке — с P. sibirica, P. koraiensis и P. pumila.

Масленок кедровый (P. plorans) имеет ножку и трубчатый слой коричнево-желто-оранжевые, поры трубчатого слоя мелкие, диаметром до 1 *мм*; ножка по всей длине с бородавочками, иногда сливающимися, сначала белыми, потом до бурых и черно-фиолетовых, без кольца, в основании с розовым мицелием; споровая пыль с оливковым оттенком. Произрастает с пятихвойными соснами: в Европе — с Pinus cembra и P. peuce, в Сибири и на Дальнем Востоке — с сибирским и корейским кедрами и с кедровым стлаником. Это наиболее часто встречающийся в Сибири вид масленка вообще.

Масленок сибирский (S. sibiricus) несколько сходен с предыдущим, но общая окраска гриба светлее, желтоватая; поры трубчатого слоя более 1 *мм* в диаметре, угловатые; ножка с кольцом и более светлыми бородавочками; споровая пыль бурая. Произрастает в Сибири и на Дальнем Востоке с кедром сибирским и кедровым стлаником; вне СССР отмечен в Европе с Pinus cembra и P. peuce; как заносный вид известен в культуре сибирского кедра в Эстонской ССР.

Масленок желтоватый (S. flavidus) очень сходен с предыдущим грибом, но легко отличается от него слизистым кольцом и образованием микоризы с двухвойными соснами. Произрастает на болотах и сырых участках. Известен в Европе; в СССР — в европейской части, в Западной и Восточной Сибири. В Северной Америке с пятихвойными соснами, а также у нас на Дальнем Востоке среди зарослей кедрового стланика, произрастает еще целый ряд разных видов маслят. Они более или менее сходны с некоторыми из вышеописанных, но имеют и свои отличительные признаки.

Следующие виды, наоборот, более или менее уклоняются от вышеописанных типичных маслят, вследствие чего большинство их по тем или иным признакам иногда относят даже в другие роды. Для всех них характерно отсутствие бородавочек на ножке. Два первых из отмеченных ниже произрастают с двухвойными соснами, особенно с сосной обыкновенной. Их шляпки в сухую погоду сухие, в сырую — слизистые; кольцо на ножке отсутствует.

Масленок желто-бурый (S. variegatus, табл. 35) походит на моховик, за что его чаще называют *желто-бурым моховиком*. Трубчатый слой у него среднепористый, зеленовато-табачно-желтый или оливковый; мякоть желтоватая, на изломе синеет. Произрастает в сосновых лесах, на песчаных почвах, часто в очень больших количествах. Известен в Европе; в СССР — в европейской части, в Сибири и на Кавказе, доходя к северу до предела сосновых лесов, а также в горных лесах Сибири и Кавказа. Съедобен (3-я категория).

Козляк (S. bovinus, табл. 36). Плодовое тело мелкое до среднего, с таким же по окраске трубчатым слоем, как у предыдущего вида,

но с широкими, неровными, иногда радиально расположенными порами; мякоть краснеющая на изломе. Распространен в Европе, в Северной Африке; в СССР — в европейской части, на Кавказе, реже в Сибири. В пищевом отношении гриб неценен (4-я категория).

Грибы следующих четырех видов растут с лиственницей, образуют только с ней одной микоризу. Наиболее распространенным и часто встречающимся среди них, даже за пределами естественного ареала этой древесной породы (в культурах), является *масленок лиственничный* (S. grevillei, табл. 35). Шляпка от ярко-желтой до коричнево-бурой; трубчатый слой нисходящий на ножку с узкими порами; ножка с кольцом.

Масленок серый (S. aeruginascens) имеет плодовое тело беловатое или сероватое. Гриб с таким же огромным ареалом, как и у предыдущего вида, соответствующим ареалу лиственницы.

Масленок рыже-красный (S. tridentius) с оранжевым трубчатым слоем. Известен в Европе, особенно в Альпах; в СССР — в Западной Сибири (Алтай). Встречается очень редко.

Масленок примечательный (S. spectabilis). Шляпка широкая, мясистая, чешуйчатая, от края к середине клейкая, со сдирающейся кожицей; ножка сравнительно короткая, с кольцом, клейким с внутренней стороны. Распространен в Северной Америке и в СССР, где известен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Надо отметить и еще два вида, которые разными авторами относятся то к роду масленок, то к роду моховик или даже образуют самостоятельный род Chalciporus. Эти два вида произрастают первый с хвойными и лиственными древесными породами, а второй — только с лиственными. Они хорошо отличаются от всех других и по окраске губчатого слоя — медно-красной у первого и карминно-красной у второго, а также по желтому мицелию в основании ножки, по клейкой поверхности шляпки после дождя и регулярной траме трубочек гименофора.

Перечный гриб (S. piperatus, табл. 36). Мякоть острожгучего перечного вкуса; споры эллипсоидные. Несъедобен. Произрастает обычно одиночно в хвойных, реже в лиственных лесах. Распространен в Европе, Северной Америке, Азии (Япония); в СССР — в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Масленок рубиновый (S. rubinus). Ножка вверху карминно-красная, внизу желтая; споры почти шаровидные. Произрастает в дубовых лесах, встречается очень редко. Известен в Европе; в СССР отмечен лишь однажды на Кавказе — в Армении.

Род *болетин* (Boletinus) объединяет около 15 видов, произрастающих главным образом в СССР (Сибирь, Дальний Восток), а также в США и Канаде. Он очень близок к роду масленок (Suillus), так что некоторые авторы объединяют их в один род. Основные признаки: сухая, неклейкая шляпка; губчатый слой «болетиноидный», т. е. трубочки расположены более или менее радиально и обычно с очень крупными порами; ножка полая, реже сплошная, без бородавочек; мякоть несколько более плотноватая, чем у маслят. Образуют микоризу с лиственницей или с пятихвойными соснами (кедрами), притом очень «верны» этим древесным породам, иногда появляясь в их культурах очень далеко от естественного ареала. Как съедобные обычно не используются из-за невысоких пищевых качеств.

Наиболее распространенный, циркумполярный вид этого рода — *болетин полоножковый* (Boletinus cavipes, табл. 36). Шляпка коричнево-бурая или желтоватая; ножка полая. Произрастает с лиственницей.

Болетин азиатский (B. asiaticus, табл. 36) по форме сходен с предыдущим, но с пурпурно-красной шляпкой и красной ножкой ниже кольца, а выше кольца и трубчатый слой желтые. Произрастает с лиственницей. Распространен только в азиатской части СССР — в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (Амурская область), а также на Южном Урале; в культурах лиственницы сибирской встречен в Европе (Финляндия).

Болетин болотный (B. paluster) по внешнему облику, пурпурно-красной окраске похож на предыдущий, но ножка у него не полая, а плотная и кольца на ножке обычно не образуется (остатки покрывала бывают видны по краю шляпки). Этот гриб встречается в лиственничниках Северной Америки и Азии; в СССР очень широко распространен в Западной и Восточной Сибири, а также на Дальнем Востоке. К северу встречается до границы леса и тундры. В культурных насаждениях лиственницы известен в европейской части СССР (Ленинградская и Вологодская области).

Болетин лиственничный (B. lariceti) чаще относят к особому роду *псилоболетин* (Psiloboletinus). Шляпка гриба широкая, войлочная, грязно-бурая; губчатый слой нисходит на ножку, он с крупными порами, местами по краю шляпки переходит в пластинчатый. Ножка без кольца и вообще без покрывала; мякоть синеет на изломе. Произрастает гриб только с лиственницей. Известен только на территории СССР, найден в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, особенно часто и обильно — на Сахалине; здесь его считают съедобным и заготавливают.

Относящийся к подсемейству гиропоровидных род *гиропор* (Gyroporus) содержит 9 видов. Шляпка гиропора войлочная, ее губчатый слой с мелкими и средней ширины порами, белый, слегка розовато- или соломенно-желтый; ножка у взрослых грибов полая, чаще с несколькими полостями. Встречается гиропор в умеренной и тропической зонах. Эти грибы съедобны, хотя и невысокого пищевого качества.

Синяк (G. cyanescens) отличается сухой шляпкой. Его бледно-желтая ножка довольно толстая, без кольца и одноцветна со шляпкой. Мякоть белая, резко синеет на изломе. Растет гриб в лесах, на луговинах, обычно на песчаной почве. Встречается редко в Европе, Северной Америке; в СССР — в европейской части, на Кавказе, Дальнем Востоке.

Каштановик (G. castaneus) имеет шляпку выпуклую, потом уплощенную, тонковойлочную, коричневую или каштаново-бурую; губчатый слой мелкопористый, белый или беловатый (табл. 36). Ножка довольно ровная, одноцветная со шляпкой, без кольца. Мякоть плотноватая, белая, не изменяющаяся на изломе. Растет в хвойных и лиственных (чаще широколиственных) лесах. Известен в Европе, Азии (Японии), Северной Америке; в СССР — чаще в южной половине европейской части, его иногда находят в Поволжье, Ленинградской и Московской областях, а также на Кавказе и Дальнем Востоке.

Подсемейство гиродоновидных представлено родом *гиродон* (Gyrodon). На территории Западной Европы и СССР распространен только один вид — *подольшаник* (G. lividus, табл. 36). Шляпка неравноволнистая, к краю тонкомясистая, сухая, в сырую погоду клейкая, желтовато-коричневатая; губчатый слой нетолстый, сначала с лабиринтовидными, потом с неровными широкими угловатыми порами, желтоватый; ножка ровная, одноцветна со шляпкой; мякоть в шляпке мясистая, в ножке плотноватая, волокнистая, желтоватая; споры округлые, в массе охристо-коричневые. Произрастает подольшаник в ольшаниках и образует микоризу с ольхой. Распространен он только в Европе. Встречается редко. Съедобен, но невысокой ценности.

В Северной Америке и СССР (Дальний Восток) встречается еще один вид этого рода — *гиродон мерулиевидный* (G. merulioides), образующий микоризу с ясенем.

СЕМЕЙСТВО СВИНУХОВЫЕ (PAXILLACEAE)

Это грибы с крупными мясистыми плодовыми телами, разделенными на ножку и шляпку. Шляпка центрическая или эксцентрическая. Пластинки желтовато-буроватые или оранжевые, соединены многими анастомозами или многократно разветвленные, нисходящие. Споровый порошок от белого до охряного. К семейству принадлежат 4 рода, из них мы отметим *свинушку* (Paxillus) и *гигрофоропсис* (Hygrophoropsis).

Представители семейства свинуховых встречаются чаще всего на территории СССР в средней полосе европейской части, в Прибалтике, Белоруссии, на Дальнем Востоке.

Кроме того, свинуховые растут в Западной Европе, в Северной Америке, в Восточной Азии и на других материках.

Род *свинушка* (Paxillus) объединяет грибы с плодовыми телами, состоящими из ножки и шляпки. У некоторых грибов ножка редуцирована и шляпки сидячие непосредственно на субстрате. Ножка центральная или эксцентрическая. Пластинки нисходящие, у ножки анастомозирующие, легко отделяющиеся от шляпки. Край часто, особенно у молодых плодовых тел, завернутый. Споры гладкие, коричневые, охряные или грязно-желтые.

Свинушки — сапрофиты, развивающиеся на почве или древесине.

Свинушка толстая (Paxillus atrotomentosus) отличается выпуклой, толстой, языковидной, ржаво-бурой шляпкой, диаметром около 30 *см*. Часто шляпка боковая. Край завернутый вниз. Мякоть суховатая, светлая, темнеющая. Пластинки нисходящие, желтые, разветвленные и соединяющиеся при основании.

Гриб съедобен (свежий или в соленом виде). Принадлежит к малоизвестным съедобным грибам; низкокачественный (4-я категория) (табл. 37).

Встречается гриб на пнях сосны, около них, также на стволах сосны.

Свинушка тонкая (Paxillus involutus, табл. 37) имеет шляпку сначала выпуклую, потом плоскую, в центре воронковидную, вдавленную. Она диаметром 5—20 *см*, сухая, слабовойлочная. Край характерно загнутый вниз, желтовато-буроватый. Мякоть желтоватая, мягкая, с мягким вкусом и запахом.

Гриб съедобен, но низкого качества (4-я категория). Используется как свежий, так и соленый. При обработке чернеет. Некоторые авторы считают его ядовитым. Следует отметить, что некоторые люди не переносят этот гриб, особенно если его используют в свежем виде. Перед засолом его следует отварить, иначе может быть отравление.

Встречается в разнообразных лесах на различных почвах (главным образом на свежих и влажных), особенно в изреженных мелколиственных и березовых лесах и на их опушках. Иногда растет на муравьиных кучах и у оснований стволов.

У грибов рода *гигрофоропсис* (Hygrophoropsis) шляпка воронковидная, край молодых плодовых тел завернутый. Пластинки тонкие, вильчато-разделенные.

Ложная лисичка (Hygrophoropsis aurantiaca). Шляпка гриба плоско-выпуклая или слегка вдавленная в центре, диаметром 3—8 *см*, с завернутым краем, оранжево-охристо-желтая. Мякоть желтая, с розоватым оттенком. Пластинки темно-оранжевые, толстые (табл. 37).

Гриб съедобен (4-я категория), используется свежим. Раньше был ошибочно выделен как ядовитый.

Ложная лисичка часто встречается в сосновых лесах, главным образом на открытых местах, иногда на гнилых сосновых бревнах и около пней. С августа по октябрь.

СЕМЕЙСТВО МОКРУХОВЫЕ (GOMPHIDIACEAE)

У представителей этого семейства плодовые тела мясистые, крупные или средней величины, покрытые слизью. Шляпка беловатая или серая, связана с ножкой слизисто-паутинистым частным покрывалом, образующим на ножке слизистое, впоследствии неясное кольцо. Пластинки толстые, тупые, восковидной консистенции, редкие, вильчато-разветвленные, первоначально светлые, сероватые или пурпурно-коричневые, позже чернеющие. Споры темно-бурые, в массе почти черные, веретеновидные, цистиды часто длинные, цилиндрические.

В семействе один род — *мокруха* (Gomphidius).

Грибы всех видов этого рода — микоризообразователи с хвойными деревьями из семейства сосновых. Это и связывает распространение мокруховых с распространением сосновых. Грибы семейства мокруховых близкородственны представителям семейства болетовых, описанного на стр. 261.

Мокруховые грибы распространены на севере европейской части СССР, в Алтайском крае. Кроме того, мокруховые встречаются в Западной Европе, Северной Америке.

Мокруха еловая (Gomphidius glutinosus) имеет шляпку в среднем 4—10 *см* диаметром, выпуклую или распростертую, в центре закрученную или слабовдавленную, с завернутым краем. Кожица покрыта слоем слизи, гладкая, темно-коричневая, по краю с фиолетовым оттенком, позже иногда с черными пятнами. Пластинки вначале беловатые, к зрелости пурпурно-коричневые, даже черные. Молодые плодовые тела долго покрыты частным покрывалом, от которого позже образуется слизистое, быстро исчезающее кольцо.

Встречается в хвойных (преимущественно сосновых) лесах в августе — сентябре.

Мокруха еловая — хороший съедобный гриб. Слизистую кожицу при приготовлении необходимо удалять.

Можно использовать в свежем, маринованном и соленом виде.

Мокруха розовая (Gomphidius roseus) имеет шляпку диаметром 3—5 *см*, выпуклую, со слизистой кожицей, розовой, позже выцветающей, в середине желтоватой, у старых плодовых тел с черно-коричневыми и черными пятнами, при влажной погоде — слизистой.

Край шляпки у старых плодовых тел развернутый вверх. Шляпка сначала с быстро исчезающим частным покрывалом связана с ножкой. Позже от этого покрывала на ножке остается вольвообразное кольцо. Пластинки нисходящие, толстые, редкие.

Встречается в хвойных, преимущественно сосновых, лесах совместно с *козляком* (Boletus bovinus). Гриб малоизвестный, но съедобный.

СЕМЕЙСТВО ГИГРОФОРОВЫЕ (HYGROPHORACEAE)

У гигрофоровых грибов шляпка обычно клейкая или слизистая. Пластинки нисходящие, толстые, восковые. Базидии очень длинные, цистид нет. Споровый порошок чисто-белый. Плодовые тела ярко окрашенные.

К семейству принадлежат 3 рода. Из них отметим *гигроцибе* (Hygrocybe) и *камарофиллус* (Camarophyllus).

Представители гигрофоровых обитают в Европе, Азии, Северной Америке и Восточной Азии.

Гигроцибе киноварно-красная (Hygrocybe miniata) имеет шляпку вначале колокольчатую, потом распростертую, со сглаженным бугорком, диаметром 1—2 *см*, огненно- или оранжево-киноварно-красную, сначала с мелкими чешуйками, потом гладкую. Край рубчатый и растрескивающийся. Мякоть тонкая, красная, потом желтеющая.

Гриб съедобен, но практического значения не имеет.

Встречается на лугах, травянистых и мшистых местах, по опушкам и полянам, на заболоченных местах в июле — августе.

Камарофиллус белый (Camarophyllus niveus). Шляпка сначала колокольчатая, потом уплощенная, с вдавленным центром, диаметром 1—5 *см*, восковидная, белая, гладкая, без слизи. Мякоть белая, тонкая, вкус и запах приятные.

Гриб принадлежит к малоизвестным съедобным грибам. Из-за малых размеров плодовых тел грибники обычно их не собирают.

Встречается на лугах и пастбищах, на травянистых лесных дорогах. Часто в большом количестве.

СЕМЕЙСТВО ТРИХОЛОМОВЫЕ, ИЛИ РЯДОВКОВЫЕ (TRICHOLOMATACEAE)

Это одно из крупных семейств порядка агариковых (Agaricales). Оно объединяет виды с плодовыми телами различных размеров, от очень мелких (Microomphale, Cantharellula) до очень крупных (Leucopaxillus, Melanoleuca). Шляпка у представителей рядовковых чаще правильная, слизистая, по форме разнообразная. Пластинки приросшие, нисходящие. Ножка центральная, редко эксцентрическая (табл. 38).

Грибы родов *микроомфале* (Microomphale) и *меланолеука* (Melanoleuca) растут одиночно, а *говорушки* (Clitocybe) образуют группы, или «семейки». У некоторых грибов ножки срастаются в пучки, таковы, например, *осенний*, или *настоящий*, *опенок* (Armillariella mellea), *зимний гриб* (Flammulina velutipes), *денежка сливающаяся* (Collybia confluens) и др. Иногда эти «семейки» растут на лужайках, располагаясь кольцами, образуя так называемые «ведьмины круги». Такие круги в лиственных лесах часто образует *удемансиелла широкопластинковая* (Oudemansiella platyphylla) на пастбищах, а на открытых местообитаниях — *луговой опенок* (Marasmius oreades).

Встречаются рядовковые в самых разнообразных фитоценозах, на различных субстратах: на почве — роды *рядовка* (Tricholoma), *марасмиус* (Marasmius); на известковых почвах — гриб из рода *свинуха* (Leucopaxillus), L. candidus; на подстилке — род *говорушка* (Clitocybe); на живых и мертвых стволах — роды *фламмулина* (Flammulina), *опенок* (Armillariella), некоторые виды рода *мицена* (Mycena); на сучках, валежнике — некоторые грибы родов *омфалина* (Omphalina), *мицена* (Mycena); на головешках — грибы рода *лиофиллум* (например, Lyophillum atratum), на плодовых телах шляпочных грибов представители рода *коллибия* (Collybia cookei), на сосновых шишках — грибы рода *псевдохиатула* (например, Pseudohiatula esculenta).

Рядовковые имеют разную сезонную приуроченность. В летне-осенний период встречаются говорушки, денежки, рядовки. Более длинную вегетацию показывают ксилофилы (растущие на древесине). Осенью из них очень обильно плодоносят осенние опята; почти круглый год, особенно в южных странах, плодоносит зимний гриб. Очень короткую вегетацию имеет маленький гриб псевдохиатула съедобная, поселяющийся на шишках и появляющийся чуть ли не из-под снежного покрова. Тем не менее плодоношение рядовковых зависит от многих условий. Появлению плодовых тел осеннего опенка предшествует падение температуры до 10—15° С и некоторое повышение количества осадков. При таких условиях через 10—15 дней можно ожидать появления плодовых тел. Между тем у грибов рода мицена сезонное развитие совпадает в основном с минимальной температурой воздуха и почвы и в меньшей степени с количеством выпадающих осадков.

Многие представители рядовковых — микоризообразователи, например в роде *рядовка*, или *трихолома* (Tricholoma).

Интересны с биологической точки зрения грибы, живущие на грибах (микофилы). К ним относится *денежка* (Collybia cirrhata), имеющая мелкие плодовые тела и живущая на крупных плодовых телах различных шляпочных грибов.

Практическое значение рядовковых сводится к тому, что, будучи очень большой группой, они занимают весьма значительное место в растительных сообществах, а некоторые из них обладают полезными съедобными качествами. Многие грибы имеют хозяйственное значение как объекты заготовок сырья для консервной промышленности. Таков *осенний опенок* (Armillariella mellea). Съедобные рядовковые грибы также следующие: *зеленушка* (Tricholoma flavovirens), Tricholoma columbetta, *серая рядовка* (Tricholoma portentosum), *луговой опенок* (Marasmius oreades), *говорушка дымчатая* (Clitocybe nebularis), *говорушка ворончатая* (Clitocybe infundibuliformis), *денежка обычная* (Collybia dryophila), *лаковица розовая* (Laccaria laccata) и многие другие.

Кроме съедобных, известны и ядовитые грибы. К ним относятся говорушка Clitocybe cerussata, растущая преимущественно в хвойных лесах большими группами; говорушка Clitocybe dealbata, растущая на пастбищах, лугах, полях, в различных лесах; рядовка Tricholoma sulphureum, растущая в лиственных лесах, и Tricholoma virgatum, растущая как в лиственных, так и в хвойных лесах.

Представители рядовковых иногда поселяются на подстилке, состоящей из растительных остатков (главным образом из продуктов опада древесных пород — листьев, хвои, веточек, слущившихся кусочков коры).

Полезное свойство рядовковых — это содержание в их плодовых телах физиологически активных соединений, которые могут быть полезными как продуценты ростовых и антибиотических веществ. К таким грибам относятся говорушка ворончатая, говорушка дымчатая, денежка обычная, *рядовка земляная* (Tricholoma terreum), *лаковица розовая* (Laccaria laccata).

Основные роды семейства — рядовка, говорушка, марасмиус, денежка. Распространены они, в основном, во всех флористических областях СССР.

Род *рядовка*, или *трихолома* (Tricholoma), типовой для данного семейства. Грибы, относящиеся к этому роду, имеют полушаровидную, выпуклую, позже распростертую с завернутым или волнистым и отогнутым наружу краем шляпку. Рядовки растут на почве. Многие из них — микоризообразователи.

Из съедобных рядовок интерес представляет *зеленушка* (T. flavovirens). Растет чаще группами, обычно в сухих сосновых лесах, на песчаных почвах. На открытой почве сосновых боров группы зеленушек попадаются в тот период, когда другие съедобные грибы уже «отошли».

Шляпка зеленушки диаметром около 12 *см*, выпуклая, позже распростертая, зеленовато-желтоватая, в центре мелкочешуйчатая, растрескивающаяся. К шляпке зеленушки обычно пристает песок, который трудно с нее удалить. Пластинки приросшие, широкие, частые, серно-желтые. Ножка длиной 4—5 *см* и толщиной 1,5—2 *см*, серно-желтая, с мелкими чешуйками. Мякоть белая. Запах слабый, мучной. Зеленушка от всех пластинчатых грибов отличается тем, что сохраняет зеленый цвет даже в тарелке супа.

Широкое распространение в Советском Союзе имеет также *серая рядовка* (T. portentosum), встречающаяся в хвойных и смешанных лесах. Серая рядовка — съедобный гриб. Шляпка ее бывает диаметром 10—12 *см*, плоско-выпуклая, позже распростертая, с тупым бугорком, слабоклейкая, серовато-бурая, в центре темнее, покрытая темными волокнами. Пластинки приросшие зубцом или свободные, широкие, редкие, желтоватые. Ножка длиной 10—15 *см*, ровная, белая, иногда с желтоватым оттенком. Мякоть плодового тела белая. Вкус сладкий.

Родовое название другого распространенного гриба — *опенок* (Armillariella) происходит от слова Armilla — браслет, что указывает на наличие кольца на ножке. Представитель этого рода — *осенний опенок* (Armillariella mellea) — широко распространен в СССР.

Опенок осенний, или настоящий, растет большими группами в разнообразных лесах, садах, на живых деревьях, пнях, корнях, буреломе. Часто он является опасным паразитом, вызывает белую гниль древесины. Он поражает около 200 видов высших растений. Грибница его в виде темно-коричневых, почти черных шнуров (р и з о м о р ф) проникает через кору дерева и поражает наиболее важный для него камбиальный слой клеток, расположенный между корой и древесиной.

Дерево сопротивляется заражению, выделяя защитные вещества, но обычно это только замедляет, но не останавливает губительного процесса: грибница опенка выделяет токсины, отравляющие деревья. Молодое дерево опенок губит за 1—3 года, старое — за 10 лет, однако если даже дерево не гибнет сразу, то его рост замедляется, хвоя бледнеет, часть ее опадает.

Опенок может жить и как сапрофит на валежнике и пнях. В этом случае у них наблюдается интересное явление — свечение заселенных опенком пней. В темные ночи можно наблюдать на пнях пятна белого немерцающего фосфорического света. Это светятся концы ризоморф.

Много опят появляется в смешанных хвойно-лиственных лесах. Рост их у основания погибших деревьев лиственных пород начинается на 2—3-й год после пожара. В засушливое, жаркое время опята часто появляются в лесу на сухих стволах берез, на высоте 2—3 *м* над землей.

Осенний опенок является хорошим съедобным грибом. По многочисленности плодовых тел опенок превосходит все съедобные шляпочные грибы. Используется в пищу соленым, маринованным и жареным. Кроме вкусовых качеств, опята, как и другие съедобные шляпочные грибы, содержат много ценных для организма человека минеральных веществ (например, цинк и медь). Достаточно съесть 100 *г* опят, чтобы полностью удовлетворить суточную потребность организма в этих веществах, которые играют важную роль при образовании крови.

Шляпка опенка диаметром 4—12 *см*, выпуклая, с завернутым краем, позже распростертая с маленьким бугорком, бледно-бурая, коричневатая, покрытая многочисленными бурыми чешуйками. Пластинки нисходящие белые или темно-палевые. Ножка длиной 7—10 *см* и толщиной 1—1,5 *см*, к основанию утолщающаяся, одноцветная со шляпкой, мелкочешуйчатая. На ножке находится белое сохраняющееся кольцо. Мякоть беловатая, с приятным запахом и кисловато-вяжущим вкусом.

Представители другого рода — *негниючник*, или *марасмиус* (Marasmius),— растут в лесах и на открытых местах (табл. 38). Шляпка распростертая, колокольчатая, с бугорком.

Грибы этого рода способны разрушать наиболее стойкие компоненты опавших листьев и хвои — целлюлозу и лигнин. Под влиянием некоторых из них происходит разложение лигнина и целлюлозы в листьях бука до 70—80%.

Распространенным видом в СССР является *луговой опенок*, или *негниючник* (Marasmius oreades). Он растет одиночно или большими группами на лесных полянах, пастбищах, по опушкам леса, в оврагах и канавах, среди травы, на суходольных лугах и полевых рубежах. Часто образует «ведьмины круги».

Интересно, что мицелий лугового опенка настолько обильно развивается в почве, что иссушает почву, и в результате в кольце можно наблюдать следующее: по обе стороны кольца плодовых тел имеются круги более пышно развитой и сочной растительности, а в центре трава высохшая. Это мицелий лугового опенка подавляет рост растений. Шляпка лугового опенка диаметром 2—3 *см*, распростертая. с тупым бугорком, гигрофанная, охристо-бурая. Пластинки редкие, палевые. Ножка тоненькая, палевая. Мякоть бледно-желтая. Опенок — вкусный съедобный гриб.

На лесной подстилке, почве и пнях поселяется другой съедобный гриб этого рода — *чесночник*, или *марасмиус чесночный* (Marasmius scorodonius). Растет этот гриб в сравнительно сухих местах, существуя в основном за счет мертвых частей растений. Встречается этот гриб в хвойных и лиственных лесах, на опушках и в молодых зарослях, на глинистой и песчаной почве. Шляпка чесночника маленькая, диаметром 1—3 *см*, выпуклая, позже распростертая, бледно-желто-буроватая, позже палевая. Пластинки приросшие, частые, белые. Ножка тонкая, трубчатая, хрящеватая, блестящая, красно-бурая. Для чесночника характерен резкий чесночный запах. Накануне дождя острый запах чеснока в лесу дает грибнику знать, где таятся скопища этих грибов, которые можно употреблять в качестве приправы вместо чеснока.

Многочислен по видовому составу род *денежка*, или *коллибия* (Collybia), родовое название которого происходит от слова collybos, обозначающее «монета», т. е. подчеркивающее сходство шляпки с монетой. Шляпка коллибии выпуклая, позже распростертая. Растет денежка на земле, валежнике, пнях, подстилке. Некоторые из этих грибов съедобны.

Обильно и часто в лиственных лесах встречается *денежка сливающаяся* (Collybia confluens). Плодовые тела его маленькие, растут группами, ножки срастаются пучками. Шляпка плодового тела диаметром 2—4 *см*, выпукло-распростертая, в центре притупленная, палевая, позже светлеющая. Ножка тонкая, опушенная.

К денежкам относится также распространенный на территории СССР вид *коллибия обычная* (Collybia dryophila). Этот гриб растет группами на лесной подстилке или на старых пнях, съедобен. Шляпка плоско-выпуклая, с бугорком, светло-бурая или желтовато-палевая. Пластинки белые. Ножка хрящеватая, одноцветная со шляпкой. Мякоть рыжеватая.

В лесах часто встречаются представители рода *говорушка* (Clitocybe). Шляпка правильная, редко эксцентрическая или неправильная. Для этих грибов характерен специфический вкус и запах (реже он как у аниса). Растут говорушки на почве, подстилке в различных фитоценозах. В жизни леса эти грибы играют очень большую роль. Они наряду с другими подстилочными сапрофитами (миценами, денежками, грибами с мелкими плодовыми телами) участвуют в разложении подстилки и в процессах гумусообразования, т. е. обогащают почву питательными веществами. Обильно развиваясь на подстилке, они очень часто образуют аспекты и придают лесу особенную красоту. Среди говорушек есть съедобные и ядовитые. Одним из самых распространенных видов является съедобный гриб *говорушка ворончатая* (Clitocybe infundibuliformis), растущая большими группами в различных лесонасаждениях (табл. 38). Шляпка у говорушки ворончатой вначале распростертая, с выступающим горбиком, позже глубоковоронковидная, с тонким неровным завернутым вниз краем, буровато-палевая. Ножка войлочная, белая.

Другой съедобный гриб — *говорушка дымчатая* (C. nebularis), растущая на подстилке повсюду в лесах и садах. Шляпка говорушки дымчатой диаметром 7—10 *см*, выпуклая, серая с бурым оттенком, часто с белым налетом. Пластинки слабонисходящие, в середине расширенные, частые, белые. Ножка длиной 10—12 *см* и толщиной 2—3 *см*, к основанию утолщающаяся, с мучнистым налетом, светлее шляпки. Мякоть белая, запах ее мучной.

В лиственных и хвойных лесах на подстилке встречается съедобный гриб *говорушка пахучая* (C. odora). Шляпка ее распростертая, диаметром до 6—7 *см*, в центре с выступающим бугорком, голубовато-зеленоватая. Ножка ровная, одноцветная, со шляпкой. Мякоть бледно-серая. Гриб имеет специфический запах аниса.

В семейство рядовковых входит также род *мицена* (Mycena). Плодовые тела этого гриба мелкие. Растет мицена одиночно или группами, на древесине и подстилке в различных фитоценозах (табл. 38).

Представители рода мицена — сапрофиты, но известны и полупаразиты. Очень важным фактором в развитии мицен является моховый покров, создающий микроклиматические условия, благоприятствующие развитию мицелия. Наибольшее количество видов приурочено к опаду лиственных пород.

На гнилушках, сосновых пнях и почти разложившейся хвое поселяется *мицена щелочная* (Mycena alcalina), встречающаяся во всех зонах СССР. Время появления этого гриба совпадает с установившейся теплой погодой и достаточным запасом почвенной влаги. При благоприятных условиях характерно очень обильное плодоношение. Шляпка плодо-

вого тела мицены щелочной диаметром 2—5 *см*, колокольчатая, пепельно-серая, ровная, одноцветная со шляпкой. Мякоть белая, с запахом хлора.

На пнях и гнилой древесине растет и другой гриб рода мицена — *мицена кровяноножковая* (M. haematopus). Шляпка диаметром 4—5 *см*, колокольчатая, с неровным зубчатым полосатым краем, серо-бурая, в центре желтовато-коричневатая. Пластинки приросшие. Ножка тонкая, серовато-фиолетовая, в основании волосистая. Ножка при надломе выделяет красный млечный сок.

В семейство рядовковых входит также маленький род *лаковица* (Laccaria). Грибы этого рода растут на подстилке, почве и валежнике. Среди лаковиц есть и съедобные виды.

Наиболее распространенный вид этого рода — *лаковица розовая* (Laccaria laccata). Это космополитный вид, встречающийся повсюду. Лаковица розовая растет в различных лесах, на лугах и почве. Это небольшой гриб, дающий нормально развитые плодовые тела при освещении не менее $^1/_{50}$. Шляпка плодового тела диаметром до 5 *см*, выпуклая, в центре с впадиной, неправильно округлая, с гигрофанным краем, мелкочешуйчатая или шероховатая, розово-мясная или желто-рыжеватая, позже белесая. Пластинки приросшие или слабонисходящие, толстые, широкие, восковидные, одноцветные, со шляпкой, с белым мучнистым налетом. Ножка тонкая, ровная, одноцветная со шляпкой, просвечивающая. Вкус сладковатый. Гриб съедобный. Нередко одновременно с этой лаковицей встречается другая вариация лаковицы розовой, отличающаяся аметистовой или фиолетовой окраской и называемая лаковицей аметистовой.

Другой, также небольшой, но часто встречающийся род рядовковых — *фламмулина* (Flammulina). Шляпка округло-выпуклая, слизистая. Пластинки приросшие. Ножка плотная. Фламмулина поселяется на древесине, содержащей не менее 50—80% воды.

Типичным и распространенным съедобным грибом этого рода является *зимний гриб* (Flammulina velutipes), растущий большими группами на валежных стволах различных лиственных пород, а также на живых деревьях, приводя их к гибели. Этот гриб называют также опенком зимним, ибо он плодоносит почти круглый год, особенно в южных странах. Шляпка его плодового тела имеет диаметр 3—8 *см*, округло-выпуклая, слизистая, желтоватая, кремовая, гладкая. Ножка цилиндрическая, плотная, в верхней части желтоватая, к основанию коричневая до черной, волосисто-бархатистая. Мякоть водянистая, белая или желтоватая.

На валеже, пнях, живых деревьях и лесной подстилке в южных районах весьма обычно встречаются грибы рода *удемансиелла* (Oudemansiella).

Удемансиелла слизистая (Oudemansiella mucida) растет одиночно или срастается ножками по два, три плодовых тела в широколиственных лесах на древесине. Шляпка гриба выпукло-распростертая, слизистая, белая, в центре бледно-буроватая. Пластинки редкие, широкие, белые. Ножка ровная. Кольцо белое, сохраняющееся (табл. 38).

Удемансиелла широкопластинковая (O. platyphylla) — почвенный сапрофит, нередко образует «ведьмины круги» и встречается на гнилой древесине. Плодовое тело удемансиеллы широкопластинковой образуется на плотных, разветвленных, длинных, мицелиальных тяжах, распространяющихся в почве. Шляпка плодового тела различной величины, диаметром 6—20 *см*, сводчато выпуклая, позже распростертая, с широким распластанным бугорком, ломкая, гигрофанная, сероватая. Пластинки приросшие, позже свободные, очень широкие, толстые, частые, ломкие, белые. Ножка ровная, фиброзная, вверху мучнистая, в основании с длинными мицелиальными тяжами (табл. 38).

В лесах на древесине, почве, в обгорелых местах и на головешках поселяются грибы рода *лиофиллум* (Lyophyllum). Их плодовые тела мясистые, белые, серые, голубоватые, коричневатые. Шляпка неправильная, воронковидная, плоскопритупленная или горбовидная, с лопастным краем. Пластинки приросшие, от давления синеют, краснеют, позже чернеют. Ножка ровная или к основанию утолщающаяся, иногда эксцентрическая, хрящеватая, гладкая или хлопьевидно-мучнистая. Споры ромбовидные, почти шаровидные, широкоэллипсоидные, бесцветные.

Распространенный вид этого рода — *лиофиллум скученный* (Lyophyllum decastes) вполне съедобный гриб, но население его не собирает. Растет в разнообразных лесонасаждениях группами, иногда срастаясь основаниями ножек. Плодовое тело крупное. Шляпка диаметром 10—20 *см*, плоскопритупленная или горбовидная, гладкая, с волокнисто-лопастным краем, ломкая, грязно-белая, серая. Пластинки широкие, белые. Ножка ровная, иногда в основании утолщенная, вверху хлопьевидно-мучнистая, волокнистая, белая.

Вешенка ильмовая, или *лиофиллум ильмовый* (L. ulmarium), растет на гнилой древесине и живых деревьях. Гриб съедобен. Шляпка диаметром 10—20 *см*, неправильно округлая, растрескивающаяся, охряная, буроватая, с водяными пятнами. Пластинки приросшие, частые, белые.

В лесу на подстилке и открытых местообитаниях нередки также *ложные свинухи* (род Leucopaxillus). Плодовые тела ложных свинух характеризуются мясистостью и плотностью.

На лесных полянах в европейской части СССР и на Кавказе можно встретить *свинуху гигантскую* (Leucopaxillus giganteus). Это крупный гриб. Шляпка диаметром 10—30 *см*, слабо-воронковидная, по краю лопастно-волнистая, бело-палевая. Пластинки белые, позже кремовые. Ножка одноцветная со шляпкой.

У представителей другого рода семейства рядовковых — *меланолеука* (Melanoleuca) — плодовые тела мясистые и гигрофанные. Шляпки белые, охряные или серые, коричневые до черноты. Эти грибы растут в лесах, садах, на лугах.

Хороший съедобный гриб — *меланолеука черно-белая* (Melanoleuca melanoleuca). Шляпка меланолеуки черновато-белая, диаметром 4—10 *см*, распростертая, с бугорком, коричнево-серая, позднее выцветающая, водянистая, влажная, гладкая. Пластинки приросшие, в середине расширяющиеся, белые. Ножка тонкая, к основанию утолщающаяся, белая с черными волосками. Мякоть рыхлая, вначале белая, потом темнеющая.

В лиственных и сосновых лесах на подстилке и гнилушках нередки грибы с мелкими плодовыми телами, относящиеся к роду *омфалина* (Omphalina). Они растут на почве, подстилке и валежнике.

Распространенный вид этого рода — *омфалина пустошная* (Omphalina ericetorum). Шляпка ее диаметром 2—3 *см*, вдавленная, гигрофанная, охристая. Пластинки узкие, частые, цвета шляпки. Ножка длиной 1,5—2 *см*, одноцветная со шляпкой. Растет гриб на подстилке и валежнике, на гнилой древесине и почве.

СЕМЕЙСТВО АМАНИТОВЫЕ (AMANITACEAE)

В семейство аманитовых объединены грибы, у которых плодовые тела имеют хорошо развитую центральную ножку, свободные пластинки, белый или розовый споровый порошок. В основании ножки у большинства родов семейства есть свободная или приросшая в о л ь в а (влагалище), а у рода *лимацелла* (Limacella) — с л и з и с т о е п о к р ы в а л о.

Среди грибов семейства аманитовых есть микоризообразователи (аманита, аманитопсис); сапрофиты, живущие на лесной подстилке, мертвой древесине, почве (вольвариелла, плютей).

В семействе аманитовых известны как смертельно ядовитые (бледная поганка, вонючий мухомор), так и съедобные грибы (например, кесарев гриб, олений плютей).

Род *аманита* (Amanita) объединяет виды крупных грибов с центральной ножкой, со шляпкой, окрашенной в разные цвета, чаще в различные оттенки белого, красного и зеленого цвета (табл. 39). Покрывало общее, у многих частное. В начальной фазе развития плодового тела гриба общее покрывало окутывает его полностью. Затем по мере роста покрывало разрывается, верхняя его часть часто остается на шляпке в виде хлопьевидных остатков, чешуй, прижатых к шляпке или приподнимающихся над ней и тогда напоминающих прыщи. Нижняя часть общего покрывала образует вольву или влагалище, находящуюся в основании ножки, имеющей вид клубневидного вздутия. Влагалище может быть свободным или приросшим к основанию ножки, иногда имеет вид хорошо заметных колец.

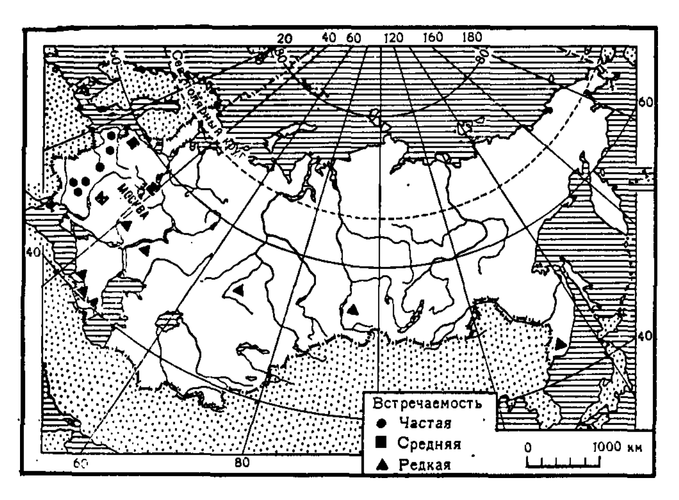
Частное покрывало после разрыва остается на ножке в форме манжетки, воротничка (кольца), гладкого или заметно полосатого. У некоторых видов кольцо отсутствует, но на ножке остаются более или менее крупные чешуи.

Пластинки у грибов из рода аманита белые или слегка желтоватые, но никогда не бывают розовые или коричневые. Споры бесцветные, в массе белые.

В роде аманита известны не только ядовитые, но и съедобные грибы. Хорошими пищевыми качествами обладает цезарский гриб, распространенный в некоторых районах Закавказья и в Карпатах. На Дальнем Востоке съедобен дальневосточный цезарский гриб, а в средней полосе СССР — розовый мухомор и различные разновидности поплавков. Смертельно ядовиты бледная и белая поганки (вонючий мухомор), вероятно, не имеющие себе равных в этом отношении. Остальные виды аманит содержат ряд физиологически активных веществ — токсинов, галлюциногенов и т. п. В Советском Союзе встречается около 30 представителей рода аманита. Все грибы этого рода образуют микоризу с различными древесными породами.

Ядовитые грибы рода Аманита

Бледная поганка (Amanita phalloides) имеет шляпку разных оттенков зеленого цвета, от бледно-зеленого до оливкового, несколько более темную в центре, шелковистую. Край шляпки гладкий, остатки общего покрывала редко остаются на ней, форма ее колокольчатая, затем распростертая, диаметром 5—10 *см*, редко шире. Пластинки свободные, широкие. Споры с каплями масла. Ножка белая, в основании



Карта 6. Распространение в СССР бледной поганки.

расширенная в виде клубня, влагалище чашевидное, свободное, лопастное, широкое, белое, редко слегка желтоватое или зеленоватое. Кольцо снаружи чаще слегка полосатое, белое, изнутри слабо окрашенное (табл. 39). У похожего на бледную поганку мухомора поганковидного влагалище, приросшее к ножке, на шляпке почти всегда остаются следы общего покрывала в виде белых хлопьев. Старые и засохшие грибы бледной поганки имеют неприятный сладковатый запах.

Растет бледная поганка в лиственных (дубовых, грабовых, березовых, буковых), а также смешанных лесах, особенно с примесью дуба, клена, липы, березы. Встречается на низменности и возвышенности. В Азербайджане, например, этот гриб встречается на Талыше в среднегорном поясе в буково-грабовом лесу с примесью лапины.

Бледная поганка — влаголюбивый гриб, наиболее обильно развивающийся в годы достаточно влажные или в местах с повышенной влажностью. Так, в Подмосковье бледной поганки было много в 1969—1971 гг., когда в течение августа — сентября выпадало значительное количество осадков. В 1972 г., очень засушливом, в районе Звенигорода бледная поганка вовсе не встречалась. В Белоруссии бледная поганка чаще растет в сосняках сфагнового типа с примесью березы, в местах, где влажность повышенная. Мало представлен этот гриб в местах относительно засушливых, например в Саратовской области.

В том или ином количестве бледная поганка встречается по всей Европе. Есть она и в Америке. В СССР о ней нет сведений лишь из северных районов, где она, по-видимому, заменяется белой поганкой, или вонючим мухомором (Amanita virosa). Наиболее обильна бледная поганка в средней полосе СССР, Прибалтике, Центральной Украине. В Винницкой области, например, этот гриб — один из наиболее распространенных видов, иногда появляющийся в массовом количестве. На крайнем юге европейской части СССР бледная поганка встречается относительно редко (карта 6).

В средней полосе бледная поганка обычно появляется в середине, редко в конце августа, иногда даже в июне. Массовое развитие плодовых тел гриба — вторая половина августа — первая половина сентября, единичные грибы встречаются даже в октябре.

Растет бледная поганка чаще группами по нескольку плодовых тел, отдельные экземпляры встречаются реже. Часто можно находить целые «плантации» бледной поганки. Например, в 1971 г. в Латвии в хорошо осветленной дубовой роще, среди травы, мы видели целые семьи этого гриба, встречались молодые и старые экземпляры. За очень короткий срок можно было бы набрать большое количество плодовых тел этого гриба.

Бледная поганка — самый ядовитый гриб. Отравление от него проявляется через 10—12, а иногда через 30 *ч* после употребления его в пищу, когда спасти человека уже почти невозможно. Большинство отравлений бледной поганкой кончается смертельным исходом. Смертельная доза одного из токсинов этого гриба — фаллоидина — для человека 0,02—0,03 *г*.

Токсические вещества бледной поганки относятся к полипептидам. У нее известно их несколько: циклопептиды — α- и β-аманитины, фаллоидин, фаллоин и др. В 100 *г* свежего гриба содержится 10 *мг* фаллоидина, 8 *мг* α-аманитина, 5 *мг* β-аманитина. Интересно, что первые 2 токсина обнаружены также у распространенного в ряде районов Советского Союза гриба — *белой поганки*, или *вонючего мухомора* (Amanita virosa). Эти же токсины известны у грибов двух других видов рода аманита, распространенных в Северной Америке, а также у некоторых грибов из рода *галерина* (Galerina). Представители этого рода встречаются и в Советском Союзе. Однако наличие в них ядовитых полипептидов не изучалось.

Вонючий мухомор, или *белая поганка* (Amanita virosa, табл. 39), — крупный гриб. Шляпка его белая, к вершине с легкой желтизной. Форма шляпки колокольчатая, затем распростертая, иногда не раскрывающаяся полностью, диаметром до 12 *см*, почти всегда без чешуй. Ножка белая, с кольцом под самой шляпкой. На ножке хорошо видны довольно крупные чешуи, делающие ножку шероховатой. Влагалище свободное. Запах неприятный, особенно немного полежавших грибов.

Белая поганка растет в хвойных и смешанных лесах с примесью тех или иных хвойных пород. На Дальнем Востоке этот гриб характерен для елово-пихтовых лесов. Вероятно, белая поганка более вынослива к недостаткам влаги, чем бледная поганка. Во всяком случае, в очень засушливом 1972 г. этот гриб в лесах Подмосковья (район Звенигорода) местами встречался довольно часто, тогда как бледной поганки там не было вовсе.

В Советском Союзе белая поганка (вонючий мухомор) распространена довольно широко, часто заменяя бледную поганку там, где ее нет. В наших северных лесах этот гриб — основной смертельно ядовитый вид из рода аманита. То же наблюдается в Канаде в провинции Квебек. Кроме северных районов Советского Союза, белая поганка встречается в средней полосе Европейской части и некоторых других местах, но ее нет в Закавказье и Средней Азии. Все же наиболее частая встречаемость этого гриба наблюдается в относительно северных областях Советского Союза.

В европейской части СССР белая поганка появляется несколько раньше, чем бледная поганка: начиная с середины августа, в середине сентября плодовые тела этого гриба встречаются уже редко.

Белая поганка такой же смертельно ядовитый гриб, как и бледная поганка. В ее плодовых телах, помимо аманитина, содержится также токсин вирозин. В 1 *кг* свежих плодовых тел содержится 0,25 *г* вирозина. Смертельная доза (ЛД/50) для мышей при подкожном введении 2 *мг* на 1 *кг* живой массы, а при внутрибрюшинном введении — 0,1 *мг/кг*. При этих дозах гипотермия и смерть наступают через 48 *ч*, а при дозах, в 4 раза больших,— через 4 *ч*. При этом наблюдается поражение печени, кишечника и других внутренних органов. Наиболее токсичны вольва и мякоть шляпки, меньше токсина в пластинках и ножке плодового тела.

Мухомор пантерный (Amanita pantherina) отличается шляпкой различных оттенков коричневого цвета (бурой, черно-бурой, желто-бурой и т. д.). На шляпке всегда имеются белые остатки покрывала, край ее полосатый, пластинки белые. Ножка белая с клубнем у основания, кольцо белое, гладкое. Влагалище (вольва) приросшее, окаймляет клубень в виде расположенных кольцами обрывков (рис. 178).

Пантерный мухомор широко распространен в Советском Союзе, в других европейских странах и в Америке. Растет с августа по сентябрь, как в лиственных, так и в хвойных лесах. Гриб ядовит. У него обнаружен алкалоид гиосциамин, близкий по строению к атропину. Интересно, что этот алкалоид встречается в тех или иных количествах в разных видах пасленовых. Водный экстракт пантерного мухомора обладает инсектицидными свойствами.

Рис. 178. Пантерный мухомор (Amanita pantherina).

Мухомор серый, или *порфировый* (Amanita porphyria). Шляпка его имеет диаметр 4—9 *см*, бурая или серо-бурая, с фиолетовым оттенком. Остатки покрывала на шляпке крупные, белые, скоро исчезающие. Пластинки приросшие, белые. Ножка вся или только ниже кольца бурая либо пурпурно-серая, внизу пушистая. Кольцо сначала белое, а потом чаще одного цвета с ножкой. Клубень в основании круглый, окруженный беловатым или серым сросшимся влагалищем. Споры шаровидные, гладкие, в массе белые.

Этот мухомор встречается обычно в хвойных лесах во многих районах Советского Союза и за рубежом, чаще в виде одиночных грибов. Растет в августе — сентябре, реже в октябре. Он ядовит. Токсичность его обусловливается наличием алкалоида буфотенина, обладающего слабым психотропным действием. Этот токсин считают одним из галлюциогенных начал, имеющихся у красного мухомора.

Мухомор поганковидный (Amanita mappa) имеет шляпку, которая диаметром 5—8 *см*, лимонно-желтая, бледно-желто-зеленоватая, гладкая, почти всегда с остатками покрывала. Пластинки белые, приросшие. Ножка белая, с такого же цвета гладким кольцом, в основании клубневидно-вздутая. Влагалище плотно приросшее к вздутию ножки в виде узких рубцов, чуть отстающих от ножки вверху. Гриб имеет запах сырого, долго лежавшего в погребе картофеля. Особенно сильно пахнут старые или некоторое время полежавшие сорванные грибы.

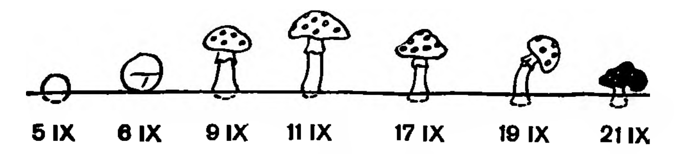


Рис. 179. Продолжительность жизни плодового тела красного мухомора.

Гриб этот не относится к смертельно ядовитым, однако отравление им возможно, так как его ткани содержат токсин буфотенин. Иногда мухомор поганковидный неправильно считают равным по токсичности бледной поганке.

Мухомор поганковидный распространен в Европе и других континентах в разных типах леса. Растет он с середины августа, иногда до конца октября, наиболее обилен в сентябре. В засушливые годы появляется позднее и сравнительно в небольшом количестве. В СССР распространен широко, большей частью весьма обильно, но редок в Закавказье и не найден в Средней Азии (табл. 39).

Красный мухомор (Amanita muscaria). Его шляпка диаметром 8—20 *см*, красная, оранжево-красная или близких оттенков, сначала клейкая, затем блестящая. Как правило, на шляпке остаются остатки белого покрывала в виде белых хлопьев, редко их на шляпке не бывает, чаще всего в относительно сухие годы. Пластинки и мякоть белые. Споры в массе белые. Ножка белая, кольцо гладкое или слегка полосатое, одного цвета с ножкой, иногда слегка желтоватое. Основание ножки вздутое, покрытое обрывками белого приросшего влагалища, часто в виде концентрических колец (табл. 39).

У красного мухомора есть несколько разновидностей, различающихся по окраске шляпки.

Рис. 180. Мухомор Виттадини (Amanita vittadinii).

Разновидность с коричневой шляпкой некоторые микологи выделяют в отдельный вид, называемый *королевский мухомор* (Amanita regalis). У него на шляпке много белых бородавок, а ножка желтоватого цвета. Распространен королевский мухомор в северных и средних широтах. Иногда его считают лишь разновидностью красного мухомора и называют A. muscaria var. umbrina, т. е. коричневая вариация красного мухомора.

Споры красного мухомора созревают сразу после отделения кольца (вернее, частного покрывала) от края шляпки. Отделение спор от базидий наиболее обильно на 2—3-й день после созревания и продолжается 4—5, иногда 6 дней. Шляпка гриба диаметром 7 *см* образует около 575 млн. спор. От появления плодового тела красного мухомора над поверхностью почвы до его засыхания проходит около 15 дней (рис. 179).

Красный мухомор широко распространен как на Европейском, так и других континентах. В СССР встречается повсюду, за исключением Армении, Азербайджана, Средней Азии. Растет практически во всех типах лесов, образуя микоризу как с хвойными, так и лиственными породами. В Грузии красный мухомор известен в хвойных и смешанных лесах, начиная с 1200 *м* над уровнем моря и выше. В чистолиственных лесах не найден.

На большей части территории СССР красный мухомор появляется обычно в июле — августе. Массовое его развитие бывает с конца августа — первой половины сентября. В засушливые годы (например, 1972 г.) появление и массовое развитие красного мухомора сдвигается на более поздний срок. Единичные экземпляры этого гриба можно находить вплоть до середины октября. В более южных районах СССР красный мухомор может появляться в июне и встречаться почти до заморозков.

В красном мухоморе содержатся холин и алкалоид мускарин, а также циклическая гидроксиловая кислота, мусцилин — это токсичные, сильно возбуждающие нервную систему вещества. Они обусловливают галлюциногенные свойства красного мухомора. В Южной Америке, а также в Индии используют этот гриб в качестве ритуального растения. Это же было известно и у племен, населявших Крайний Север еще 3500 лет назад. Американскому ученому В а с с о в у в Мексике удалось участвовать в церемонии поклонения «божественному грибу». Человек, съевший кусочек красного мухомора, приходил в состояние экстаза и галлюцинаций.

Красный мухомор у народов Крайнего Севера имеет специальные названия, например, у чукчей — ванак, у эвенков — окай. Настой этого

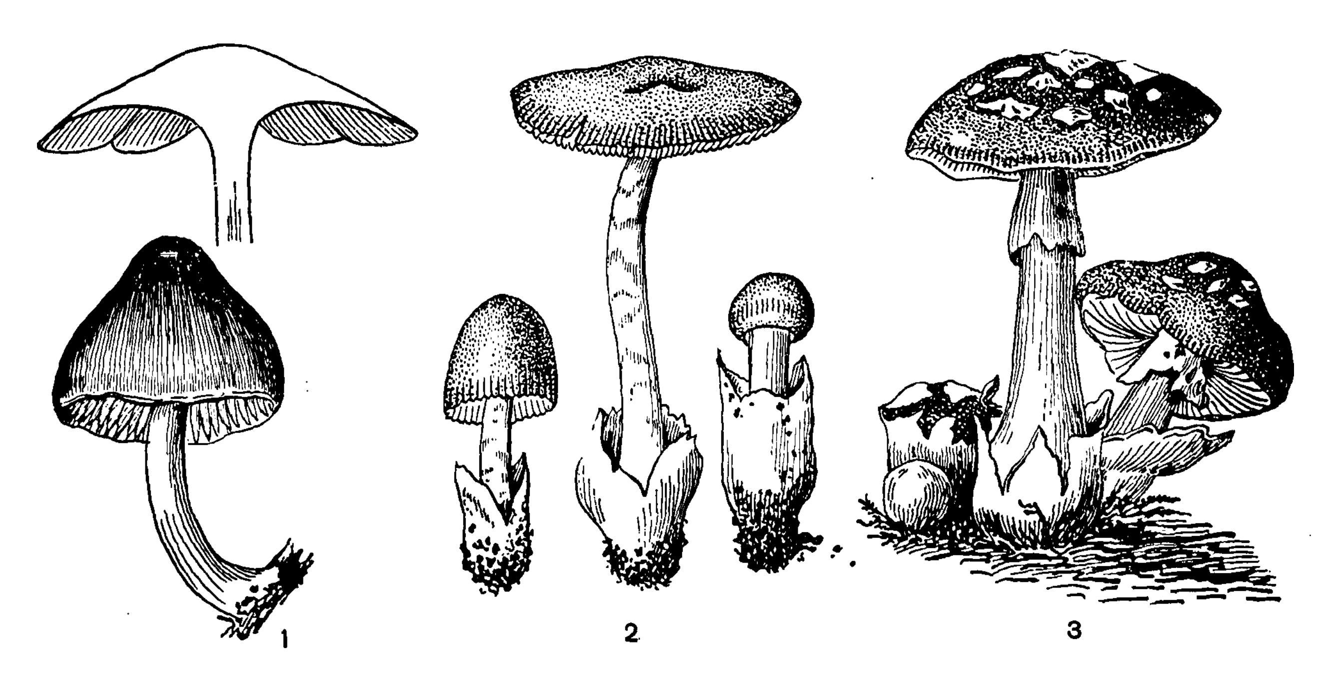


Рис. 181. Аманитовые:

1 — плютей олений (Pluteus cervinus); *2* — поплавон (Amanitopsis); *3* — цезарский гриб (Amanita caesaria).

гриба можно использовать для уничтожения мух. Следует иметь, однако, в виду, что этим раствором могут отравиться кошки и другие животные.

Мухомор Виттадини (Amanita vittadinii) встречается в некоторых южных и юго-восточных степных районах СССР. Он найден в заповедных целинных степях Украины, на Ставропольщине, в степных участках Саратовской области, Армении, Киргизии и в других местах.

Гриб имеет белую, реже зеленоватую или буроватую шляпку диаметром 4—14 *см*. Остатки покрывала густочешуйчато-шиповатые; чешуйки обычно заметно приподнимающиеся над поверхностью шляпки с 4—6-угольным основанием, по периферии всегда отстающие от кожицы. Пластинки белые, свободные. Ножка цилиндрическая, белая, к основанию более темная, суженная, с гладким или слабополосатым кольцом, покрыта заостренными белыми чешуйками, расположенными концентрически под кольцом. Влагалище отсутствует. Хотя молодые грибы заключены в общую вольву, однако при дальнейшем росте в основании плодового тела она совершенно исчезает, ее следы остаются на поверхности шляпки и по всей длине ножки в виде чешуек (рис. 180). Некоторые микологи считают мухомор Виттадини переходной формой между грибами, относимыми к родам лепиота и аманита, и включают его род *лепиделла* (Lepidella). Молодые грибы съедобны, вкус и запах их приятен.

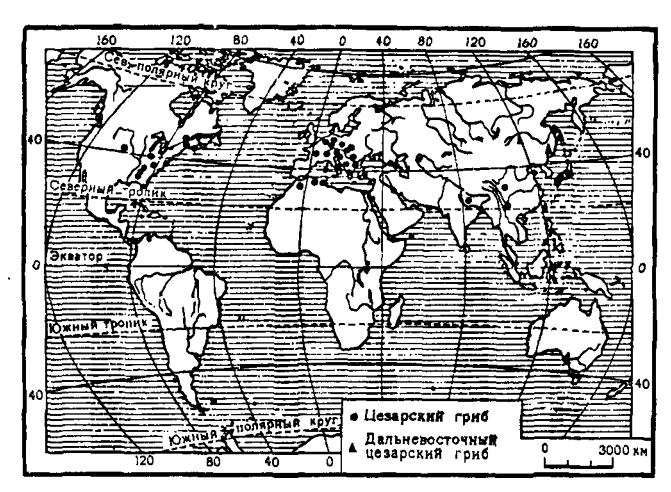
Интересно, что при засыхании молодые грибы не утрачивают жизнеспособности, а после того, как в степи проходят дожди или выпадают обильные росы, продолжают временно задержанное засухой развитие, достигая нормальной величины.

Мухомор Виттадини растет с апреля по октябрь на различных почвах. В Южной Европе этот гриб считают очень редким видом.

Съедобные грибы рода Аманита

Цезарский гриб (Amanita caesaria), по мнению Зингера, относится к лучшим съедобным грибам (рис. 181,*3*). Шляпка его диаметром 6—20 *см*, оранжево-желтая или оранжево-красная, край ее полосатый, остатки покрывала быстро исчезающие. Пластинки, ножка и кольцо желтые; кольцо широкое, снаружи полосатое. Влагалище белое, свободное или полусвободное, кожистое; мякоть шляпки белая по периферии желтоватая.

Гриб распространен во многих странах и континентах (карта 7): встречается в Северной Америке, Азии, некоторых районах Африки и Европы. Нет его лишь в Австралии. В СССР цезарский гриб известен в Грузии (ее западных районах, в лесном горном поясе в буковых лесах с примесью граба и каштана), в Азербайджане (в дубово-грабовых лесах с примесью бука как в нижнем, так и в среднем горном поясе), на Украине (в лесах на Карпатах).



Карта 7. Распространение цезарского и дальневосточного цезарского грибов.

Цезарский гриб встречается в южных широтах, он редок в средней полосе СССР, и его ни разу не находили в северной зоне. Гриб предпочитает светлые леса, встречается в июле—ноябре. Считается, что для развития гриба нужно, чтобы в период его появления 2—3 недели стояла теплая, солнечная погода (около +20° С).

У цезарского гриба известны формы, отклоняющиеся от основного вида цветом шляпки и других частей гриба. В Китае, например, обнаружена разновидность цезарского гриба белого цвета.

Л. Н. Васильева на Дальнем Востоке описывает дальневосточный цезарский гриб, который она называет Amanita caesareaoides. Он отличается от обыкновенного цезарского гриба желтой внутри вольвой и наличием внутри ее особого желтого стаканчика, достигающего 3 *см* высоты у крупных плодовых тел. Кроме того, на шляпках дальневосточного цезарского гриба никогда не бывает обрывков покрывала, а в центре их есть бугорок.

Дальневосточный цезарский гриб известен в Приморье и на Южном Сахалине (в дубняках, зарослях лещины, редко под березой). Как обычный, так и дальневосточный цезарский гриб съедобен.

Розовый, или *серо-розовый*, *мухомор* (Amanita rubescens) имеет шляпку диаметром 4—10 *см*, она серо-розовая, с мелкими сероватыми остатками покрывала. Мякоть на изломе краснеет. По этому признаку розовый мухомор хорошо отличается от красного и пантерного мухоморов. Пластинки свободные, белые, к зрелости слегка краснеющие. Ножка книзу расширенная в виде клубня, белая, затем красноватая; кольцо белое и тоже позднее красноватое. Влагалище в виде рядов хлопьев, быстро исчезающих.

Розовый мухомор широко распространен в СССР и за рубежом. Местами обилен, встречается во всех типах леса с июля по сентябрь, а на юге и октябрь.

Розовый мухомор съедобен, хотя его редко употребляют в пищу, вероятно, из-за боязни спутать с похожими ядовитыми видами. Гриб часто повреждается личинками мух (червивеет). В плодовых телах розового мухомора содержится ряд полезных веществ. Показано, например, что в них содержится около 40% полезных для человека фосфорнокислых соединений, около 5% бетаина, наличие которого известно также в корнях свеклы. На 1 *кг* сухой массы розового мухомора приходится 12,8 *мг* витамина B_1 и 12 *мг* витамина B_2.

Поплавки, или *толкачики* (рис. 181,*2*) — небольшие грибы, часто относимые к роду Amanitopsis из-за отсутствия на ножке кольца. Известно несколько видов или разновидностей поплавков, различающихся по цвету шляпки.

Общим для всех вариаций поплавков является относительно небольшой размер шляпки (диаметром 4—10 *см*), край у которой резко-полосатый, остатков покрывала чаще нет или они быстро исчезают. Пластинки белые, ножка тоже белая, книзу утолщенная, чаще всего покрытая хлопьевидными белыми или окрашенными чешуйками, кольца (манжетки) нет, влагалище свободное, лопастное, белое или бледно-рыжеватое, мясо белое.

Известно несколько разновидностей поплавков, различающихся по цвету шляпки. Некоторые микологи считают их самостоятельными видами. Чаще встречаются разновидности с серой, шафранной, реже с белой и коричневой шляпкой.

Поплавки растут в сравнительно светлых лесах, часто на опушке, среди травы. Оранжевая разновидность в Подмосковье встречается на окраинах болот и в увлажненных участках леса. В амурской тайге поплавки распространены в черноберезовых и лиственничных лесах с дубом, где образуют микоризу с разными древесными породами.

Поплавки съедобны. В их плодовых телах содержатся, в частности, бетаины, имеющие большое значение в обменных реакциях животного организма. Количество бетаинов в поплавках такое же, как в белом грибе.

Род *вольвариелла* (Volvariella) объединяет грибы, которые в молодом возрасте заключены в общую оболочку — вольву. После ее разрыва в основании ножки остается мешковидное влагалище, а на шляпке остаются остатки оболочки в виде хлопьевидных лоскутков, однако быстро исчезающих. Кольца на ножке нет, по этому признаку и розовым спорам вольвариеллы отличаются от грибов из рода аманита. Кроме

того, у грибов рода вольвариелла шляпка часто белая или серая. Пластинки сначала белые, потом розоватые, споры розовые. Грибы, относящиеся к роду вольвариелла, растут на отмерших стволах, пнях, реже на богатой перегноем почве.

В Советском Союзе встречается несколько видов грибов из рода вольвариелла. Довольно широко распространена *вольвариелла шелковистая* (Volvariella bombicina). Растет этот гриб на мертвой древесине, иногда в открытых дуплах деревьев различных лиственных пород, в июле — августе, иногда позднее. У гриба белая, затем желтеющая шелковистая шляпка, сильно вздутая у основания белая ножка с широким волокнистым белым же влагалищем, пластинки вначале белые, быстро розовеющие (рис. 182). Съедобность этого гриба и других распространенных в нашей стране видов рода вольвариелла неизвестна.

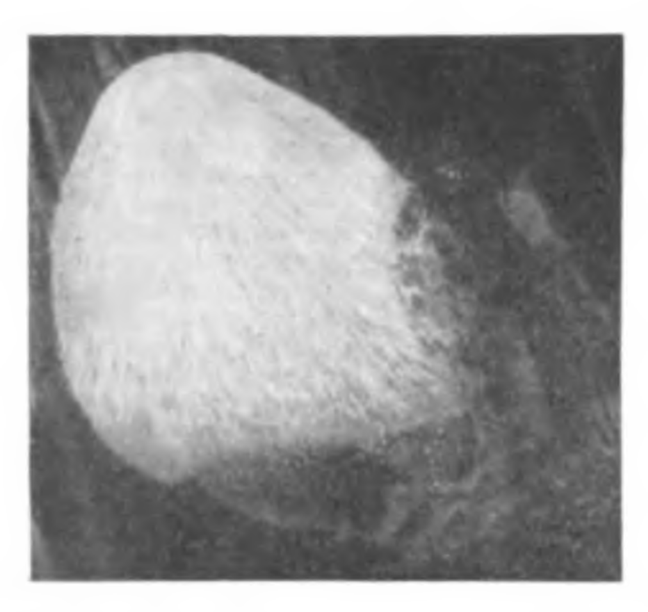


Рис. 182. Вольвариелла шелковистая (Volvariella bombicina).

В Белоруссии и в некоторых других районах Советского Союза на мусорных кучах, на грядках в огородах и садах растет Volvariella speciosa. У этого гриба гладкая, слизистая беловатая шляпка, в центре темная, сероватобеловатая, диаметром 5—12 *см*. У молодых грибов она полушаровидная, к зрелости колокольчатая. Пластинки сначала белые, потом розовые. Ножка у молодых грибов войлочная, затем гладкая, у основания вздутая; влагалище белое, широкое, свободное. Гриб считают съедобным, хотя пищевые свойства его неизвестны.

Грибы из рода вольвариелла в странах Востока довольно давно культивируются. К таким видам относятся *вольвариелла съедобная* (Volvariella esculenta), которую иногда называют *травяным шампиньоном*, и близкий к ней вид V. diplosia. В природе эти грибы живут в лесу, в местах, где много разлагающихся сучьев. В Китае разработан способ выращивания указанных грибов на рисовой соломе (рис. 183).

Грибы эти весьма теплолюбивы, требуют для своего развития температуры воздуха около +28° С, а самой питательной среды, на которой их выращивают, до +42° С. Поэтому в условиях тропиков и субтропиков их культура ведется в открытом грунте, а в более умеренной зоне — в закрытых помещениях. Для питательного субстрата используют рисовую солому с добавлением в нее 2—3% конского навоза и минеральных удобрений. Эту смесь укладывают на гряды и в нее вносят специально выращенную стерильную грибницу. Первые плодовые тела появляются через 10 дней. Сбор грибов длится 30—40 дней, и производят его ежедневно. С каждых 50 *кг* питательной среды (приготовленной указанным способом рисовой соломы) собирают от 2,5 до 4,5 *кг* свежих грибов.

В Южной Азии для получения плодовых тел гриба Volvariella volvacea его выращивают на отходах масличной пальмы. Первый сбор урожая производят через 2—3 недели после посева грибницы.

Гриб V. volvacea в Советском Союзе растет в Закавказье, поселяясь в садах, оранжереях

Рис. 183. Гряды для выращивания вольвариеллы съедобной.

и на навозных кучах, часто среди корья и перегноя. Шляпка у него сначала колокольчатая, потом полураспростертая, диаметром 7—10 *см*, пепельно-серая, затем выцветающая, почти белая с черными прижатыми волосками; ножка белая, плотная, сначала волокнистая, потом гладкая; влагалище широкое, белое.

Род *плютеус*, или *плютей* (Pluteus), объединяет грибы, которые обычно растут на пнях, гнилых деревьях и даже на лесном перегное. Шляпка у плютеусов колокольчатая, позднее плоско-выпуклая, с гладкой шелковисто-волнистой кожицей, чаще всего буровато-серого цвета. Пластинки розоватые, свободные, окраска спор мясо-красная, высыпающийся на бумагу порошок буроватый, со слегка красноватым оттенком. Ножка обычно цилиндрическая.

В нашей стране встречается около 10 видов грибов рода плютеус, из которых наиболее распространен *плютей олений* (Pluteus cervinus). У этого гриба волокнистая серовато-коричневая шляпка с полосками по краю, белая с черными волокнами ножка, слабовздутая у основания. Пластинки сначала белые, затем розовеющие до красновато-мясного цвета.

Олений плютей растет на пнях, стволах гниющих деревьев различных лиственных пород, иногда даже на грудах опилок. Например, в районе Звенигорода найдена группа оленьих плютеев, выросших на опилках, причем шляпки у них необычно крупные (у некоторых диаметром до 24 *см*), в то время как обычный размер шляпки этого гриба диаметром 4—10 *см* (рис. 181,*1*). Олений плютей встречается в течение всего лета, в средней полосе Европейской части СССР — с июня до начала сентября. Во многих странах он считается съедобным. В тундре его охотно поедают олени. Олений плютей распространен во многих местах в Советском Союзе, а также за рубежом (в Африке, Америке, Японии).

У оленьего плютея встречаются разновидности, различающиеся по окраске шляпки,— палевые, пепельно-серые.

Многие плютеи встречаются на валежнике хвойных и лиственных пород в некоторых районах Сибири. *Плютей карликовый* (Pluteus nanus) распространен довольно широко. Это небольшой гриб, растущий на гнилых пнях и валежнике. Шляпка его диаметром 1—5 *см*, темно-бурая, почти черная в центре, с сажистым налетом на поверхности, радиально-морщинистая, пластинки сначала белые, затем розовеющие, ножка беловатая, более или менее ровная. Гриб встречается в середине августа. Кроме указанных районов, распространен также в Западной Европе и Северной Америке.

В Подмосковье с середины августа (иногда и раньше) и до начала сентября изредка встречается плютей со своеобразной золотистой шляпкой (Pluteus luteovirens), диаметром 5—7 *см*. Растет он на гнилых пнях, обычно единичными экземплярами. В Чехословакии золотистый плютей относится к редким грибам.

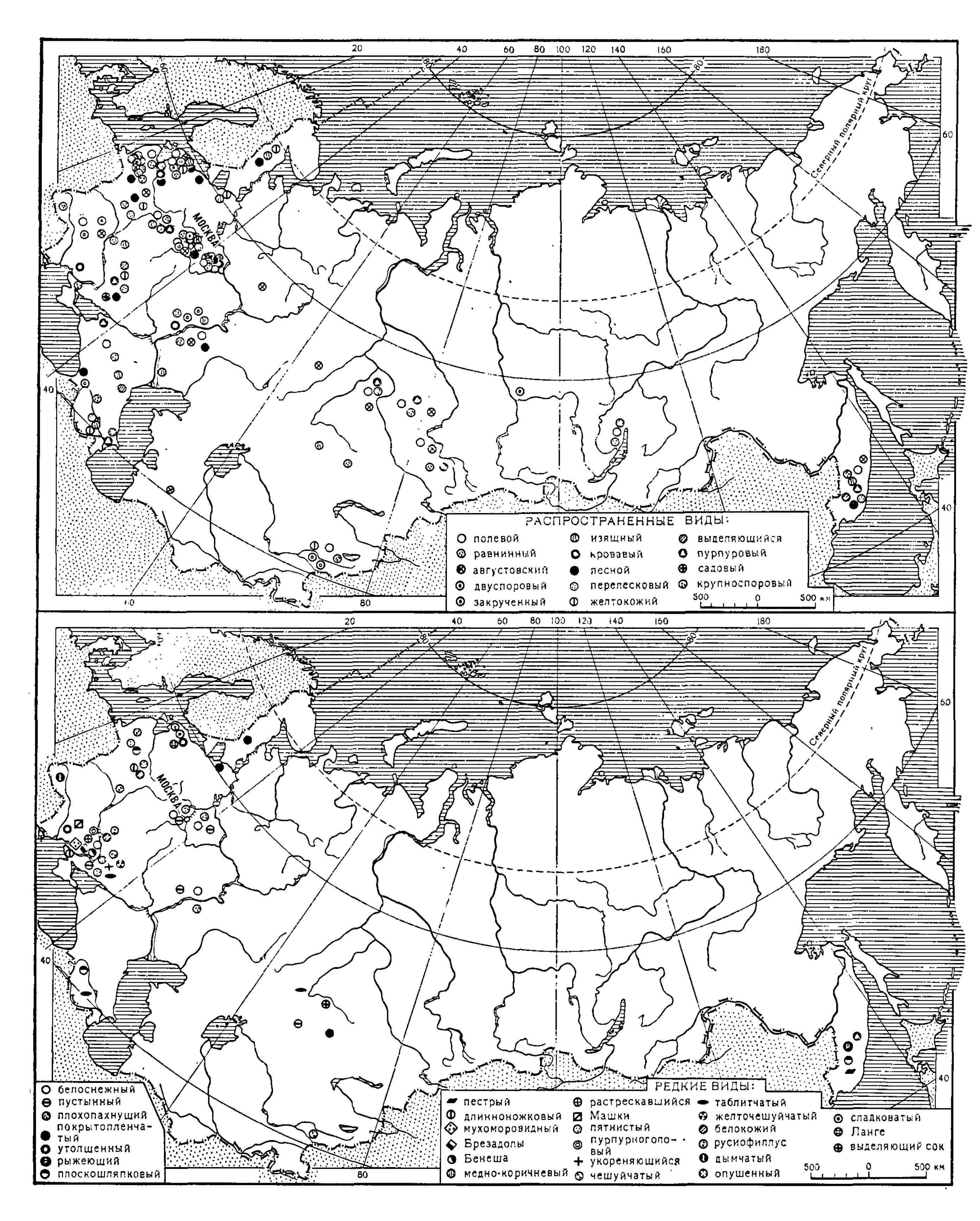
СЕМЕЙСТВО АГАРИКОВЫЕ, ИЛИ ШАМПИНЬОНОВЫЕ (AGARICACEAE)

Обширнейшее семейство агариковых, или шампиньоновых, объединяет 13 родов грибов очень разнообразных видов. У грибов этого семейства свободные пластинки за исключением рода *цистодерма* (Cystoderma), в котором они сначала приросшие, но с возрастом отстающие от ножки. Агариковым грибам свойственно также наличие на ножке кольца от частного покрывала или чешуек от него. Шляпки различной консистенции и размеров. Ножки центральные, часто отделены от гименофора коллариумом (Macrolepiota), обычно более волокнистые, чем шляпки. Общее покрывало (вольва) или развитое, или рудиментарное, или отсутствует. Окраска спор очень различна: чисто-белые в роде *макролепиота* (Macrolepiota), кремовые в роде *лепиота* (Lepiota), зеленоватые или зеленые в роде *хлорофиллум* (Chlorophyllum), желтые или ржаво-желтые в роде *феолепиота* (Phaeolepiota), от розовых до темно-коричнево-фиолетовых в роде *агарикус* (Agaricus). Размеры и окраска плодовых тел очень разнообразны.

Большинство родов космополиты. Один род *псевдобэоспора* (Pseudobaeospora) включает всего 2 вида с ограниченным ареалом: Pseudobaeospora oligophylla — азиатский вид — характерен для Сибири (главным образом для Алтая), а P. pillodii — европейский вид — обитает в субальпийской зоне. Все они сапрофиты. Встречаются на различных почвах, в том числе и на песке, часто на гумусе в лесу, в глубоком мху, в степях и полупустынях, на песчаных дюнах, очень часто в теплицах, на полях. Некоторые обитают на отмерших растительных остатках, а иногда и на живых растениях, особенно на папоротниках и древесине хвойных (отдельные виды лепиот). В основном космополиты, но отдельные роды больше приурочены к умеренным зонам, например *агарикус* (Agaricus), *макролепиота* (Macrolepiota), *меланофиллум* (Melanophyllum), а другие — к тропическим, например *лепиота* (Lepiota), *цистодерма* (Cystoderma), *леукоагарикус* (Leucoagaricus).

Таким образом, виды этого семейства можно найти почти в любом месте земного шара. Среди них много ценных съедобных грибов, но много и опасных, смертельно ядовитых.

Наиболее обширные роды, имеющие существенное значение в природе и жизни человека,—



Карта 8. Распространение видов шампиньонов в СССР: вверху — часто встречающиеся виды; внизу — редко встречающиеся.

агарикус, макролепиота, лепиота, цистодерма. Остальные роды небольшие, включающие от 1—2 до 10—12 видов, отличающиеся от основных типичных родов рядом морфологических признаков, например цветом спор (грибы рода леукоагарикус с белыми спорами, а грибы рода агарикус с коричнево-фиолетовыми спорами), пунктировкой на поверхности спор (грибы рода меланофиллум с пунктированными голубовато- или оливково-зелеными спорами, а грибы рода лепиота с гладкими белыми спорами).

Род Агарикус, или Шампиньон (Agaricus)

Род агарикус, или шампиньон, объединяет грибы, которые известны в общежитии под названием *шампиньонов.* Растут они преимущественно на унавоженной почве, на богатом органическими веществами лесном и луговом перегное, встречаются на коре отмерших деревьев, на муравейниках (*лесной шампиньон*— A. silvaticus, табл. 49). По приуроченности к субстрату эти грибы довольно четко разделяются на 5 экологических групп: растущие только в лесу (A. silvaticus, A. silvicola); почвенные сапрофиты открытых, лишенных травянистого покрова пространств (A. bisporus, A. bitorquis, A. subperonatus), гумусовые сапрофиты — гербофилы, растущие только на открытых пространствах среди травы (A. campester, A. augustus и многие другие); гумусовые сапрофиты, растущие на открытых пространствах среди травы и в лесу (A. arvensis, A. comtulus и др.); пустынные виды, среди которых есть галофиты, растущие на засоленных почвах (A. bernardii, табл. 41). Виды третьей группы — гумусовые сапрофиты — являются самыми распространенными.

Виды рода шампиньон в основном космополиты: например, *шампиньон двуспоровый* (A. bisporus, табл. 40), *шампиньон обыкновенный* (A. campester, табл. 41). Однако большинство из них — термофилы и многие из них встречаются между 50 и 40° северной и 20 и 30° южной широты, в степной и лесостепной зонах. Далее всего к северу заходят A. silvaticus и A. xanthoderma, отмеченные в СССР у 65° северной широты — в Карелии. Наиболее богаты видами и разновидностями шампиньонов степная и лесостепная зоны Европы, степи Центральной Азии, североамериканские прерии, южноамериканские пампасы, луга и открытые места Австралии, Африки.

К видам с четким ограниченным ареалом относятся пустынные шампиньоны, встречающиеся в пустынях и полупустынях Средней Азии,—A. bernardii и A. tabularis. Последний отмечен также для пустынных зон Северной Америки (карта 8).

В настоящее время насчитывают более 60 видов шампиньонов. К этому нужно добавить новые виды, описанные в последние годы в Индии, Центральной и Северной Африке, Австралии. Если учесть общую тенденцию к увеличению числа видов за счет возведения форм и разновидностей в ранг вида, то общее число их превысит 90.

Род шампиньон экономически очень важен. Только 2 вида шампиньонов ядовиты — A. meleagris и A. xanthoderma. Первый вид на территории Советского Союза встречается в степной и лесостепной зонах, второй заходит на север в лесную зону. Плодовые тела других видов съедобны, и многие из них в большинстве районов мира и в нашей стране собирают и употребляют в пищу, особенно A. arvensis и A. campester (табл. 41). Последний — постоянный спутник человека. Поселяется он в скверах, на газонах парков, свалках, мусорных кучах, около животноводческих ферм, парников, в садах и т. д. Один вид — A. bisporus — стал промышленной культурой, широко выращиваемой в ряде стран мира, часто являющейся предметом экспорта.

Грибная индустрия по выращиванию шампиньонов развита в США, Великобритании, Франции, Нидерландах, Дании, ГДР и других странах. В СССР также имеются предприятия по выращиванию шампиньонов. Но основная потребность в грибах удовлетворяется в нашей стране за счет сбора дикорастущих видов ценных грибов, которыми очень богаты леса.

Из плодовых тел двух видов шампиньонов выделены антибиотики, кроме того *шампиньон обыкновенный* (A. campester) и *шампиньон двуспоровый* (A. bisporus) обладают наибольшим процентом усвояемого человеческим организмом белка (39,06 от 46,5% всего общего белка в грибе). По этому показателю они равны белому грибу (Boletus edulis), значительно опережая остальные съедобные виды.

Плодовые тела шампиньонов бывают различного размера: от 3—5 *см* у *шампиньона изящного* (A. comtulus) до 20—25 *см* у *шампиньона полевого* (A. arvensis). Шляпка чаще полушаровидная, мясистая, плотная. Поверхность ее гладкая, волокнистая, чешуйчатая, чаще беловатая, реже буроватая или коричневатая. Ножка обычно центральная, ровная, плотная, реже внутри рыхлая или полая. Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке при созревании четко выраженное однослойное или двухслойное кольцо. Пластинки свободные, сначала белые, потом, по мере созревания, розоватые, постепенно буреющие и, наконец, темно-коричнево-фиолетовые. Изменение цвета пластинок связано с изменением

окраски спор, меняющейся постепенно с возрастом гриба от белой до почти черной. Этим признаком *шампиньоны* (Agaricus) легко отличаются от ядовитых видов рода *мухоморов* (Amanita), куда относят смертельно ядовитую *бледную поганку* (A. phalloides), *красный мухомор* (A. muscaria) и др. У них споры и, следовательно, пластинки постоянно остаются белыми. Споры округлые, эллипсоидальные или зерновидные. Шампиньоны активно разлагают гумус.

Один из самых интересных видов в этом роде — *шампиньон двуспоровый* (Agaricus bisporus, табл. 40). Этот гриб, пожалуй, единственный из шляпочных грибов и грибов вообще стал настоящей сельскохозяйственной культурой, широко выращиваемой во многих странах мира. В большинстве из них существует настоящая «грибная индустрия» по выращиванию шампиньонов (рис. 184). Культура шампиньонов насчитывает около 300 лет. Возникла она впервые в Италии, а затем во Франции. В середине XVII в. она была уже довольно широко распространена под Парижем, на что имеется указание в «Руководстве по садоводству» (1652). О развитии и некоторых правилах разведения шампиньонов упоминает знаменитый французский ботаник Турнефор (1707). Описание выращивания шампиньонов в теплицах в Швеции относится к 1754 г. Наибольшего развития культура шампиньонов в XVIII и XIX вв. достигла во Франции, особенно близ Парижа. Этому способствовало наличие там старых каменоломен, где в течение всего года удерживалась благоприятная для выращивания шампиньонов температура около 12—14° С. Из Франции культура проникла в Англию, Германию и другие страны Европы. Постепенно накапливались сведения о культивируемом организме, о наилучших приемах его выращивания и к концу XIX в. появились обширные монографии об этом грибе.

В России разведением шампиньонов начали заниматься в середине XVIII в. Первая заметка о культуре шампиньонов появилась в русской печати в 1780 г. Это была статья А. Т. Болотова (известного русского агронома и садовода) «Нечто о шампиньонах», напечатанная в журнале «Экономический магазин». Очевидно, выращиванием этих грибов занимались в то время отдельные любители. Промышленная культура шампиньонов возникла в России вполне самобытно. В 20-е годы прошлого столетия крестьянином Осининым была построена первая в России шампиньонница — специальное помещение для выращивания этих грибов. С 1848 г. разведением шампиньонов стал заниматься известный огородник Е. А. Грачев, который сам разработал приемы разведения

Рис. 184. Шампиньонницы.

этой культуры. В 1860—1861 гг. появляются его подробные описания культивирования шампиньонов в «Вестнике Российского общества садоводства».

Первоначально в качестве посадочного материала использовали дикорастущую грибницу, которую собирали в естественных местах обитания шампиньонов: на выгонах, в садах и т. д. Осенью в таких местах осторожно вырезали куски почвы, пронизанные грибницей, подсушивали и хранили до посадки в грунт. Следующим шагом вперед было выращивание грибницы уже в искусственных условиях на навозных грядках. В такие грядки вносили небольшое количество грибницы шампиньона. Когда весь грунт пронизывался гифами гриба, отдельные его куски собирали и подсушивали. Этот способ с вариантами, отличающимися составом грунта и методом его приготовления, был широко распространен среди грибоводов. Однако существенным недостатком такой грибницы было то, что она довольно быстро «вырождалась», т. е. начинала давать низкие урожаи. В 1893—1894 гг. в Пастеровском институте во Франции был разработан метод проращивания спор шампиньона и получения его стерильной грибницы. Были описаны основные принципы производства стерильной грибницы шампиньона и положено начало ведению сортовой чистой культуры этого гриба. К 1924 г. в большинстве стран, где была распространена культура шампиньонов, уже работали специальные лаборатории по производству его стерильной грибницы (табл. 40). В настоящее время выращиванием шампиньонов занимается более 30 стран.

Существуют специальные фирмы по промышленному приготовлению сортов стерильной грибницы и лаборатории, занимающиеся селекционной работой. Созданы специальные культива-

Рис. 185. Внутренний вид шампиньонницы.

ционные помещения — шампиньонницы — с автоматически регулирующимися температурой и влажностью воздуха (рис. 185). Имеются сорта, которые обладают высокими качествами и в течение уже десятилетий используются грибоводами различных стран. Урожайность шампиньонов может достигать 15 *кг* с 1 $м^2$ гряды (табл. 40). Средняя урожайность 5—6 *кг* с 1 $м^2$.

В Советском Союзе выращивание шампиньонов сосредоточено преимущественно вокруг крупных промышленных центров: Москвы, Ленинграда, Горького, Кишинева, Артемовска и др.

С самого начала культуры шампиньона и в течение длительного времени предполагалось, что в культуре находится четырехспоровый вид *шампиньон обыкновенный* (A. campester), который широко распространен в природе. Поскольку исходный посадочный материал (грибница) брался из естественных мест обитания обыкновенного шампиньона, это предположение казалось вполне обоснованным. В 1906 г. установлено, что шампиньон, находящийся в культуре, при общем внешнем сходстве отличается от дикорастущего наличием двух базидиоспор на базидии вместо четырех.

В результате этого открытия стали считать культивируемый двуспоровый шампиньон разновидностью 4-спорового шампиньона обыкновенного, а несколько позже нашли у них и другие отличия и выделили культивируемый шампиньон в самостоятельный вид — *шампиньон двуспоровый* (Agaricus bisporus). Четырехспоровые виды в культуре раньше не встречались. Распространилось мнение, что A. bisporus произошел от A. campester путем приспособления в процессе культивирования. При этом физиологические изменения в нем вызвали и морфологические — уменьшение числа спор на базидии. В 30-е годы XX столетия и позже были найдены в природных условиях дикорастущие двуспоровые шампиньоны. Встречаются они очень редко. Их описания и экспериментальное сравнительное изучение показали их идентичность с видом, находящимся в культуре. Происхождение культивируемого шампиньона получило следующее объяснение. Грибоводы брали дикорастущую грибницу из мест обитания обыкновенного шампиньона и близких к нему видов — A. bitorquis и A. subperonatus, где вместе с ними произрастал и шампиньон двуспоровый. Но в естественных условиях он оказывался подавленным. В искусственной культуре он имеет наиболее благоприятные условия, так как шампиньон обыкновенный практически не способен расти на компостированном навозе — основном субстрате культивируемого двуспорового шампиньона. Таким образом, в культуре оказался как бы отобранным двуспоровый шампиньон. Эта теория в настоящее время наиболее приемлема. Двуспоровый шампиньон встречается в виде трех разновидностей: белой, коричневой и кремовой. Последняя известна только в культуре и в природе пока не найдена. Новые данные в этой области и особенно работы по изменчивости и селекции этого вида, несомненно, позволят окончательно решить вопрос о происхождении культивируемого шампиньона.

Шляпка этого гриба округлая с плоскозагнутым краем и остатками частного покрывала на нем. Окраска ее колеблется от почти беловатой до насыщенно-коричневой или деревянисто-коричневой. Окраска шляпки столь разнообразна, что может быть разных оттенков даже у плодовых тел на одном и том же мицелии. Поверхность шляпки гладкая, в середине глянцевая или радиально-волокнистая до ясно выраженной чешуйчатости. Молодые пластинки розового цвета, зрелые темно-коричневые, с фиолетовым оттенком. Ножка белая, гладкая, цилиндрическая, шириной 3—6 *см* и высотой 10—20 *см*, заполненная или почти полая, с хорошо выраженным кольцом. Мякоть плотная, сочная, на изломе розовеющая и даже

краснеющая. В природных условиях встречается сравнительно редко, но большими группами на компостных кучах, в садах, около теплиц, в придорожных канавах, всегда на местах, лишенных травы. Лишь однажды этот гриб был найден на лугу.

Наиболее известен гриб *шампиньон обыкновенный* (или печерица, как его часто называют в Белоруссии и на Украине) (A. campester), наиболее часто встречающийся около человеческого жилья и широко употребляемый в пищу (табл. 41). Растет он обычно среди травы, на очень богатой перегноем почве. Отсюда и его приуроченность к садам, паркам и т. д. Встречается с мая по октябрь. В изобилии растет в степных районах Советского Союза. Часто образует «ведьмины круги» (табл. 42) огромных размеров. Некоторые авторы указывают для этого вида много разновидностей.

Наиболее типичная шляпка вначале полушаровидная, с глубоко загнутым внутрь краем, потом плоско-округлая и, наконец, распростертая, часто с выпуклым центром. Цвет шляпки обычно белый, иногда буроватый или буро-коричневатый. Она шелковистая или мелкочешуйчатая, сухая, диаметром 8 — 15 *см*. Мякоть белая, на изломе краснеющая. Пластинки сначала белые, потом розоватые и при созревании темно-коричневые с фиолетовым оттенком. Ножка прямая, ровная или в основании расширенная и вздутая, длиной 5—9 *см* и толщиной 1 — 2 *см*, одноцветная со шляпкой. Кольцо широкое, белое, расположенное близ середины ножки. Гриб употребляют в пищу в основном в свежем виде.

Другим широко распространенным и очень обильно растущим грибом этого рода является *шампиньон полевой* (A. arvensis). Встречается он на лугах, лесных полянах, по обочинам лесных дорог, реже на пастбищах. Обладает приятным запахом аниса и сладковатой белой или слегка желтоватой мякотью. Растет с мая до поздней осени. Плодовые тела очень крупные, со шляпкой диаметром от 8—10 до 20 *см*, толстомясистые. Ножка длиной 6—10 *см*, утолщенная к основанию. Шляпка округло-колокольчатая, белая, желтеющая от прикосновения, шелковистая либо покрытая волокнистыми желтоватыми или буроватыми чешуйками. Пластинки свободные, сначала белые, затем буро-фиолетовые, более широкие к периферии, вздутые. На ножке крупное, широкое, белое двухслойное кольцо. Этот шампиньон употребляется свежим и маринованным.

В хвойных и смешанных лесах с июля по октябрь растет *шампиньон лесной* (A. silvaticus), или *благушка*, (табл. 49). Он часто встречается около муравьиных куч, а иногда растет непосредственно на них, так что плодовое тело его вылезает из вершины муравейника. Это малоизвестный съедобный гриб. Плодоносит он довольно обильно. Шляпка яйцевидно-колокольчатая, при созревании плоскораспростертая, часто с выступающим бугром, ржаво-буро-коричневой окраски с многочисленными темными чешуйками на поверхности. Мякоть белая, при надломе краснеющая. Пластинки сначала белые, затем красноватые и, наконец темно-коричневые, вздутые к середине, суженные к концам, свободные. Ножка чаще вздута к основанию, с белым пленчатым кольцом, исчезающим в зрелости.

Кроме лесного и полевого шампиньонов, в лесу обитает очень мелкий *шампиньон изящный* (A. comtulus). Он встречается довольно редко, растет всегда среди травы. Иногда его находят на газонах, лужайках больших парков. Этот красивый маленький гриб похож на миниатюрный обыкновенный шампиньон. Шляпка диаметром 2,5—3,5 *см*, а ножка длиной около 3 *см* и толщиной 4—5 *мм*. Гриб съедобен, имеет острый анисовый запах и вкус. Плодоносит с июня по октябрь.

Перечисленные шампиньоны встречаются наиболее часто и плодоносят обильно. Остальные многочисленные виды этого рода более редки и имеют меньшее экономическое значение по сравнению с описанными выше. Среди них интересны ядовитые грибы, являющиеся исключением в роде агарикус. Это *шампиньон желтокожий* (A. xanthoderma). Растет он в лиственных лесах, садах, парках, на лугах с июля по октябрь. Шляпка его диаметром 5—15 *см*, мясистая, с загнутым краем. Поверхность белая, беловато-буроватая, при надавливании желтеет, гладкая, сухая, иногда по краю растрескивается. Ножка длинная, полая, со вздутием в основании, белая. Пластинки тонкие, сначала розовые, при созревании коричневые. Мякоть буровато-беловатая, ближе к основанию ножки желтоватая, во вздутии ножки оранжевая, имеет неприятный запах карболовой кислоты (так называемый «аптечный запах»). Употребление этого гриба в пищу вызывает тяжелое желудочно-кишечное заболевание.

Другой ядовитый гриб — *шампиньон пестрый* (A. meleagris) в некоторых местах встречается довольно часто. Интересно, что восприимчивость к нему людей различна. Некоторые могут употреблять в пищу небольшие количества его без вреда. Шляпка дымчато-сероватая, более темная в середине, покрыта плотными, мелкими, отстающими чешуйками дымчато-серой окраски. Реже чешуйки коричневые. Возле края шляпка почти белая.

На территории СССР этот гриб встречается в степной и лесостепной Украине. В некоторых руководствах его ядовитость не отмечена.

Получение плодовых тел A. silvaticus в лаборатории без присутствия корней деревьев позволяет предположить, что лесные виды, как и все остальные шампиньоны,— типичные сапрофиты. Их приуроченность к лесу связана с потребностями в тех специфических веществах, которые имеются только в лесной подстилке.

Очень интересны с точки зрения экологии виды шампиньонов, растущих в пустынях и полупустынях.

Шампиньон таблитчатый (A. tabularis) очень редко встречается в пустынях и полупустынях Казахстана, Средней Азии, в целинных степях Украины, а также в Северной Америке (в пустынях штата Колорадо). Обнаружение его в степях Украины — первое нахождение этого гриба на территории Европейского континента. Гриб имеет глубокотрещиноватую таблитчатую шляпку, диаметром 5—10 *см*. Шляпка очень толстая, мясистая, плотная, плоско-выпуклая, беловатая. Мякоть беловатая, при прикосновении желтеет. Пластинки узкие, свободные, в зрелости черно-бурые. Ножка толстая, широкая, плотная.

Другой пустынный вид — *шампиньон Бернарда* (A. bernardii). Этот вид, по-видимому, имеет очень ограниченный ареал и встречается только в пустынях Средней Азии; недавно он обнаружен в Монголии. Гриб поселяется на таких своеобразных пустынных почвах, как такыры с плотной (асфальтоподобной) коркой, которую его плодовые тела пробивают, появляясь на свет (табл. 41). По внешнему виду шампиньон Бернарда очень похож на шампиньон обыкновенный, отличаясь от него только белой мякотью, не розовеющей на изломе, двойным, нестойким кольцом на ножке и более резко выраженной чешуйчатостью шляпки.

Шампиньон обыкновенный также обладает способностью пробиваться через очень плотный грунт. Бетонные и асфальтовые покрытия дорог и тротуаров, бетонированные полы гаражей и складских помещений неоднократно бывали приподняты и пробиты плодовыми телами шампиньона. Это явление связано с особенностями роста и развития шляпочных грибов. Грибница легко развивается в почве под асфальтовым покрытием. При этом еще в почве почти полностью закладывается плодовое тело — гриб в миниатюре. Грибы растут гораздо быстрее, чем всякое зеленое растение. Некоторые грибы из группы гастеромицетов развиваются из зачатка во взрослое плодовое тело за несколько часов. Клетки его при таком быстром росте не только делятся, но и сильно вытягиваются. В это время в них скапливается много влаги: взрослый гриб содержит до 95% воды и всего 5% сухого вещества. Это обусловливает очень сильное внутриклеточное давление — т у р г о р — и в результате его создается большая упругость тканей гриба. Именно эта упругость, а также быстрое деление и растягивание клеток наделяют гриб силой, способной взломать асфальт и бетон. Гифы некоторых грибов способны пробуравливать тонкие пластинки из мрамора, известняка, коллодия, яичной скорлупы и даже золота, развивая при этом давление до 5 *атм*. Проникновение это в подавляющем большинстве случаев чисто механический процесс, не связанный с ферментативным разрушением.

Род Макролепиота (Macrolepiota), или Грибы-зонтики

Грибы рода макролепиота, или грибы-зонтики,— сапрофиты и поселяются на почве в лесу и вне леса. Хотя они не микоризообразователи, но тем не менее регулярно появляются на одних и тех же местах из года в год. Иногда они вырастают и в шампиньонницах, очевидно, заносимые вместе с землей. Род макролепиота небольшой (7—11 видов). Все грибы этого рода съедобны. Некоторые из них первосортные, которые высоко ценятся на европейских, азиатских и африканских рынках, особенно *гриб-зонтик пестрый* (M. procera).

Грибы-зонтики — космополиты и распространены почти по всему земному шару. Наиболее хорошо изучены виды северной умеренной зоны.

Все грибы-зонтики отличаются очень крупными размерами. Шляпка диаметром от 10 до 25 *см* и более, ножка высотой 15—30 *см* и толщиной 2,5—3 *см*. В зрелости шляпка распростертая, что в сочетании с большими размерами объясняет название «грибы-зонтики». Шляпка сухая, реже слизистая, белой, бурой, желтоватой или красноватой окраски, покрыта крупными чешуйками. Пластинки свободные, часто срастаются между собой, образуя около ножки к о л л а р и у м (кольцевидное утолщение). Споры и пластинки всегда чисто-белые, чем четко отличаются от шампиньонов. Гифы плодовых тел имеют пряжки. Ножка полая или плотная, вверху с широким подвижным кольцом, так же как и шляпка, она покрыта крупными бурыми чешуйками.

Наиболее распространен растущий в лесах, на лугах, полях и даже огородах *гриб-зонтик пестрый* (M. procera, табл. 49). Это очень крупный гриб. Шляпка диаметром 10—26 *см*, у молодых грибов она яйцевидная, затем колокольчатая и у зрелых — зонтиковидная с выступающим бугром. Окраска ее серовато-буроватая, с более темным центром, с угловатыми коричнево-бурыми чешуйками. По краю хлопьевидно-волокнистая. Мякоть белая, рых-

лая, позже более плотная, хрящеватая. Пластинки белые (с возрастом на них образуются красноватые прожилки), они отделены от ножки коллариумом. Ножка длиной 15—30 *см* и толщиной 1,5—2 *см*, светло-бурая, покрыта темнобурыми волокнистыми концентрическими чешуйками, цилиндрическая, к основанию расширенная и вздутая. Внутри полая. Кольцо на ножке подвижное. Гриб съедобен, растет в июле — сентябре, одиночно или группами, иногда образует «ведьмины круги», или кольца. Это объясняется тем, что грибница его, как и у большинства шляпочных грибов, многолетняя и характеризуется равномерным по всем радиусам центробежным ростом. Диаметр кольца при этом из года в год расширяется, а трава внутри его бывает чахлая, бледная, так как мицелий истощает почву. В более старых кольцах чахлая трава бывает только на периферии, около плодовых тел, где находится особенно жизнедеятельный мицелий, а в центре старых кругов трава пышно развита, так как мицелий там уже отмер и обогатил почву питательными веществами. Размеры таких кругов могут достигать нескольких десятков метров. Скорость роста мицелия по радиусу в зависимости от условий составляет 8—50 *см* в год (в среднем около 10 *см* в год). Возраст некоторых колец бывает свыше 100 лет. Название свое эти кольца угнетенной зоны роста травы получили от средневекового суеверия, по которому на этом месте ведьмы водили хоровод и вытоптали траву, а плодовыми телами грибов, которые также часто считали порождением нечистой силы, отмечены якобы границы хоровода. Эти кольца хорошо заметны, даже когда плодовых тел гриба еще нет. Такие же «ведьмины круги» образуют некоторые шампиньоны (шампиньон обыкновенный и шампиньон полевой), *луговой опенок* (Marasmius oreades) и некоторые другие грибы, в основном немикоризные почвенные сапрофиты (табл. 42).

Другой распространенный вид рода макролепиота — *гриб-зонтик белый* (M. excoriata). Это также съедобный гриб с приятным вкусом и запахом. Растет он в лесах, на лугах и в степях с мая по ноябрь, достигая особенно крупных размеров на гумусных степных почвах. Шляпка его диаметром 6—10 *см*, у молодых грибов она полушаровидная, у зрелых — зонтиковидная, беловатая, в центре буроватая, более темная, покрыта мелкими тонкими чешуйками. Мякоть гриба белая, рыхлая. Пластинки белые, с коллариумом. Ножка длиной 5—8 *см* и толщиной 0,5—1 *см*, при основании утолщенная, гладкая, белая, внутри полая. Кольцо на ножке одноцветное со шляпкой, подвижное. За обильное плодоношение на лугах и в степях его называют иногда гриб-зонтик луговой.

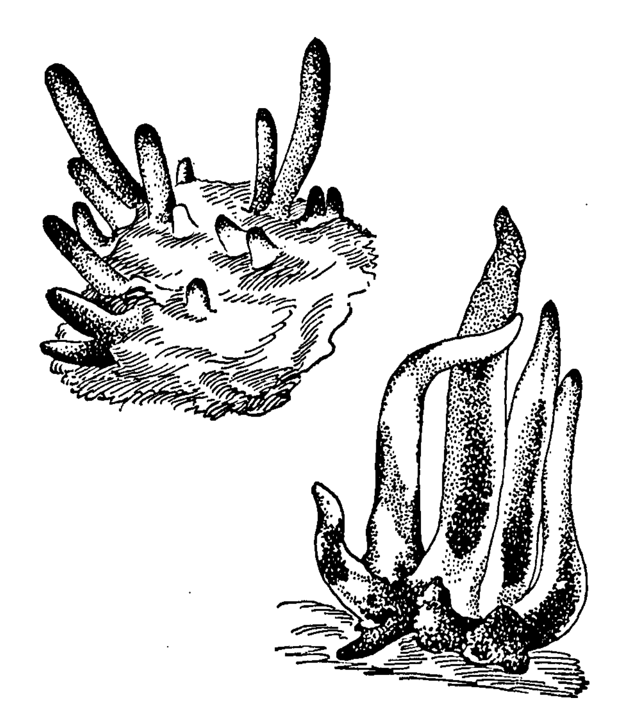


Рис. 186. Развитие плодового тела шляпочного гриба в темноте.

Крупные плодовые тела бывают у *гриба-зонтика лохматого* (M. rhacodes). Они несколько уступают по размерам только M. procera. Шляпка диаметром 10—18 *см*, сначала шаровидная, потом в виде зонтика. Окраска серовато-буроватая или серовато-желто-охряная. В центре обычно более темная. Поверхность растрескивающаяся, в редких крупных широких коричневых чешуйках. Мякоть толстая, рыхлая, позже плотная, белая. При разломе от действия воздуха несколько краснеет, особенно в ножке. Пластинки белые, с возрастом слегка красноватые, частые, отделены от ножки коллариумом. Ножка длиной 10—25 *см* и толщиной 1,5—2 *см*, беловатая или светло-коричневая, кверху суженная, внизу клубневидно-вздутая, с буроватым подвижным кольцом. Гриб съедобен, с приятным вкусом и запахом. Растет в лесах на перегное с июля по октябрь. Встречается в оранжереях, если занесен с почвой. Иногда он развивается при полном отсутствии света, как и плодовые тела шампиньонов в шампиньонницах.

Известно, что грибница большинства грибов растет в почве без доступа света, а потребности в свете при образовании плодовых тел у шляпочных грибов очень различны. Одни из них, как указано выше, нормально развиваются при полном отсутствии света. Другим необходимо чередование освещения с затемнением: при полном отсутствии света или, наоборот, при

непрерывном освещении плодоношение у них не наступает совсем или образуются уродливые плодовые тела, иногда очень причудливой формы. Такие плодовые тела обычно не дают спор. Чаще всего у них развивается только длинная ножка без шляпки или с крошечной зачаточной шляпкой (рис. 186). Иногда образуются недоразвитые плодовые тела в виде восковидно-плотных бесформенных наплывов. Такие плодовые тела неоднократно находили в погребах, старых колодцах, угольных шахтах и даже в карстовых пещерах. Аналогичные результаты получены в условиях эксперимента с рядом видов шляпочных грибов.

Грибы-зонтики съедобны в молодом возрасте, пока мякоть их еще рыхлая. Употребляют их в свежем виде. На территории СССР их относят к малоизвестным съедобным грибам.

Род Лепиота (Lepiota)

Род лепиота очень близок к предыдущему, отличаясь от него несколько меньшими размерами плодовых тел (шляпка диаметром 2—10, редко до 13 *см*), неподвижным кольцом, наличием чешуек слюдообразной или волокнистой консистенции, отсутствием ростковой поры на спорах. Лепиоты — космополиты, но отдельные виды их имеют несколько более ограниченное распространение в определенной температурной зоне. Наибольшее число грибов этого рода найдено в Центральной и Южной Америке, и, вероятно, такое же большое разнообразие их можно ожидать в Африке, Южной Азии и Океании. Умеренные зоны Северной Америки и Европы бедны лепиотами: этот род тяготеет к жарким, тропическим и субтропическим зонам.

Лепиоты — сапрофиты на почве и растительных остатках, которые они разлагают. Встречаются они на почве в лесу и на лугах, на живых и мертвых деревьях, на обработанной древесине, на соломе, на отмерших стеблях папоротников, отмерших пальмовых ветвях.

В отличие от макролепиот ни один из видов лепиот не используется в сколько-нибудь значительных количествах в пищевых целях. Род включает более 50 видов. В этом роде довольно много ядовитых видов. Из числа изученных 7 ядовиты, а из них 3 вида смертельно ядовиты и несколько подозрительны. Не исключено, что среди подозрительных видов также есть и смертельно ядовитые. Есть в этом роде и несколько малоизвестных съедобных видов, например *зонтик мелкощитовидный* (L. clypeolaria). Но из-за трудностей определения и наличия в роде значительного количества ядовитых видов использовать их не рекомендуется.

Из числа смертельно ядовитых видов на территории СССР отмечена L. brunneo-incarnata. Гриб найден в Средней Азии и на Украине (в окрестностях Донецка). Шляпка его диаметром 2—4, иногда 6 *см*, плоско- или выпуклораспростертая, со слегка опушенным краем, кремовато- или серовато-коричневая, с вишневым оттенком. Шляпка покрыта темными чешуйками, расположенными концентрическими кругами. В центре шляпки чешуйки часто сливаются, образуя сплошной покров черновато-вишневого цвета. Пластинки свободные, широкие, кремовые, с чуть заметным зеленоватым оттенком. Ножка цилиндрическая, длиной 2—4 *см* и толщиной 0,5—0,8 *см*, с поясковидным утолщением в средней части. Вверху ножка белая, в нижней части, особенно у основания, темно-вишневая. Мякоть в шляпке и верхней половине ножки кремовая, в нижней половине ножки вишневая. По некоторым данным, свежие плодовые тела имеют запах фруктов. Сухие плодовые тела обладают очень неприятным запахом. В качестве ядовитого (токсического) начала в грибе обнаружены цианиды. Грибница L. brunneo-incarnata, выращенная в чистой культуре, обладает характерным для цианидов запахом горького миндаля. Гриб этот распространен также в Западной Европе. Встречается он в парках, на газонах, на лугах. Плодоносит в июне — августе.

Второй опасный, смертельно ядовитый гриб, обнаруженный также на Украине в окрестностях Одессы, — L. helveola. Встречается в июне — августе в парках, на лугах среди травы. Отмечен также в Западной Европе. Шляпка диаметром 2—6 *см*, охряная, затем с возрастом мясо-красного цвета. Покрыта многочисленными прижатыми чешуйками, близкими к войлочным. Кольцо на ножке отчетливое. Запах гриба слегка сладковатый.

Третий смертельно ядовитый вид лепиот — *лепиота пильчатая* (L. scobinella). По имеющимся данным, на территории СССР этот вид не найден, но распространен в Западной Европе. Шляпка гриба диаметром 2—5 *см*, охристо-розовая с винно-коричневыми чешуйками. Ножка с оттенком мясного цвета, вверху белая. Кольцо на ножке выражено плохо. Пластинки белые, иногда на изломе винно-красноватые. Растет на травянистых местах.

Среди других ядовитых лепиот, распространенных в Европе и встречающихся на территории Советского Союза (Ленинградская область), можно отметить *лепиоту каштановую* (L. castanea). Этот гриб растет в лесах, около дорог. Он обладает приятным запахом. Шляпка гриба колокольчатая, позднее округло-выпуклая, диаметром 2—3 *см*, каштановая или красновато-бурая, жестковолокнисто-чешуйчатая. Мякоть желтовато-белая, иногда под кожицей красноватая. Пластинки свободные, желтовато-

белые, при созревании слегка красноватые. Ножка вздута в основании, плотная, длиной 3—4 *см* и толщиной около 0,5 *см*, одноцветная, со шляпкой, с желтоватыми хлопьями на поверхности. Кольцо белое, узкое, исчезающее.

К числу широко распространенных по всей территории Советского Союза (из несъедобных подозрительных видов) относится *зонтик гребенчатый* (L. cristata, табл. 41). В западноевропейских определителях его иногда отмечают как ядовитый. Встречается и в Северной Америке. Растет он с июня по сентябрь — октябрь на лугах, лесных опушках и лужайках, пастбищах. Обладает острым, редечным запахом и неприятным вкусом. Шляпка у молодых плодовых тел колокольчатая, у зрелых — плоско-выпуклая, с выступающим бугорком, диаметром 2—5 *см*, беловатая, в центре бурая, покрыта концентрическими коричневатыми чешуйками. Мякоть белая, тонкая, при прикосновении слегка краснеющая. Пластинки свободные, белые. Ножка ровная, к основанию немного утолщенная, полая, желтоватая или слабокрасноватая, шелковистая, гладкая, длиной 4—6 *см* и толщиной 0,3—0,8 *см*. Кольцо белое или с красноватым оттенком, узкое, при полном созревании исчезает.

Другой широко распространенный несъедобный вид — *зонтик острочешуйчатый* (L. acutesquamosa, табл. 41). Встречается он в Европе и в Северной Америке. Растет в смешанных лесах с августа по октябрь. Имеет слегка горьковатый вкус и острый запах. Шляпка сначала колокольчатая, потом зонтиковидная с выступающим бугром, диаметром 5 — 10 *см*. Окраска светло-ржаво-бурая. Поверхность шляпки покрыта пирамидальными, щетинистыми, заостренными, крупными чешуйками, коричнево-бурыми, более темными, чем окраска шляпки. Мякоть белая, толстая. Пластинки свободные, белые. Ножка плотная, вздутая в основании, с крупным сохраняющимся кольцом. Над кольцом белая, мучнистая, под кольцом желтовато-бурая с темно-бурыми концентрическими чешуйками, длиной 5—12 *см* и толщиной около 1 *см*.

Из съедобных видов лепиот с широким ареалом распространения (Европа, Азия, Америка, Австралия) можно отметить *зонтик мелкощитовидный* (L. clypeolaria). Относится он к малоизвестным съедобным грибам. Употребляют в пищу его свежим. Растет осенью (август — сентябрь) в лесах, часто образуя «ведьмины кольца». Обладает приятным вкусом и запахом. Шляпка диаметром 4—8 *см*, колокольчатая у молодых, уплощенная, с выступающим бугром у зрелых плодовых тел. Окраска от белой до желтовато-бурой. Шляпка покрыта концентрическими рядами крупных чешуек, цвет которых варьирует в зависимости от возраста гриба — от белого до красновато-охряного или бурого. Край шляпки в волокнистых или хлопьевидных чешуйках. Мякоть белая, рыхлая. Пластинки белые или желтоватые, свободные. Ножка длиной 6—8 *см* и толщиной около 1 *см*, цилиндрическая, иногда расширенная к основанию, одного цвета со шляпкой, выше кольца гладкая, ниже покрыта светлыми хлопьевидными чешуйками. Кольцо хлопьевидное, одноцветное со шляпкой.

К роду лепиота очень близок небольшой род *хлорофиллум* (Chlorophyllum), отличающийся от первого зеленоватой окраской спор и пластинок. Основной вид этого рода — Ch. molybdites (табл. 43) — распространен в тропической зоне Центральной и Южной Америки, Океании, Азии. Довольно часто встречается в Северной Америке, обнаружен в районе Нью-Йорка и Мичигана. Это очень ядовитый гриб и, попав в пищу, может вызвать тяжелое (даже смертельное) отравление. В некоторых справочниках его называют лепиота Моргана. Растет гриб на земле на открытых местах (реже в лесу), одиночно или группами, иногда образуя «ведьмины кольца». Встречается с июня по октябрь. Шляпка диаметром 8—25 *см*, мясистая, ломкая. Молодая — шаровидная, зрелая — распростертая или даже вдавленная в центре. Белая с коричневыми чешуйками, которые сливаются вместе в центре шляпки. Мякоть вначале белая, потом становится красноватой, затем желтоватой на изломе. Пластинки широкие, свободные, белые в молодости и зеленые при созревании гриба. Ножка слегка расширена к основанию, беловатая, с волокнистыми буроватыми чешуйками, с большим, часто подвижным кольцом, длиной 12—16 *см*. Очень крупный гриб. Он обычен для севера и юго-запада США.

Интересно отметить, что споры этого ядовитого гриба, в отличие от спор некоторых съедобных видов, с которыми его можно спутать (например, Macrolepiota procera), не окрашиваются насыщенным раствором красителя конго красный в NH_4OH в смеси с 5%-ным KOH, тогда как споры указанного съедобного гриба приобретают желтую окраску. Эта реакция может служить дополнительным диагностическим признаком для определения лепиоты Моргана.

Род Цистодерма (Cystoderma)

Небольшой род цистодерма имеет около 15 видов. Очень близок к нему род лепиота, отличаясь только тем, что у цистодермы в зрелом состоянии ножки и шляпки плодовых тел покрыты особым кроющим слоем, состоящим из вздутых клеток, часто значительно пере-

мешанных с продолговатыми клетками. Пластинки у грибов данного рода, в отличие от лепиот, приросшие к ножке, реже с возрастом слегка отстающие. Споры белые, тонкостенные. Род цистодерма космополитный, но большее число его видов обитает в тропиках. Практического значения эти грибы не имеют. Среди них есть несколько малоизвестных съедобных грибов. Обитает цистодерма среди мхов, на почве, на гниющей древесине, являясь типичным сапрофитом.

Цистодерма амиантинум (Cystoderma amianthinum) съедобна. Растет преимущественно в хвойных, реже смешанных лесах, на почве среди мхов, иногда на лугах. Время плодоношения июль — август. Шляпка диаметром 2—5 *см*, выпуклая, с бугром и хлопьевидными остатками частного покрывала по краю. Кожица желто-охряная, сухая, зернисто-мучнистая. Мякоть желтоватая, тонкая. Пластинки приросшие к ножке, частые, желтовато-белые. Ножка длиной 3—5 *см* и толщиной 0,2—0,5 *см*, одноцветная со шляпкой, с быстро исчезающим кольцом. Плодоносит обильно.

Другой съедобный гриб — *цистодерма зернистая* (C. granulosum) — растет преимущественно в смешанных лесах с июля по сентябрь. Шляпка диаметром 3—5 *см*, яйцевидная у молодых и плоско-выпуклая с бугорком у зрелых плодовых тел. Кожица сухая, мелкозернистая, иногда слабоморщинистая, красновато-бурая. Мякоть желтоватая. Пластинки почти свободные, кремово-белые. Ножка цилиндрическая, полая, с кольцом. Выше кольца белая и гладкая, ниже — одного цвета и фактуры со шляпкой. Употребляют, как и описанный выше вид, свежей.

Третий съедобный гриб, очень часто встречающийся в конце осени преимущественно в сосновых лесах,— *цистодерма киноварно-красная* (C. cinnabarinum), резко заметная своей яркой окраской (табл. 43). Гриб имеет приятный запах и вкус. Шляпка плоско-выпуклая, диаметром 5—8 *см*, ярко-киноварно-красная (откуда и ее видовое название), с мучнисто-зернистой кожицей и белыми волокнистыми хлопьями по краю. Мякоть желтоватая, а под кожицей — красноватая. Пластинки свободные или слабо приросшие к ножке, белые, частые, ланцетовидные. Ножка цилиндрическая, немного расширенная к основанию, с кольцом. Кольцо узкое, красноватое, с зернистой поверхностью, исчезающее. Ножка над кольцом белая, под кольцом красная, зернистая. Внутри полая.

Из несъедобных видов с неприятным запахом очень часто встречается *цистодерма шелушистая* (C. carcharias). Растет в хвойных лесах на почве с мая по октябрь. Шляпка диаметром 2—5 *см*, конусовидная у молодых и плоско-выпуклая у зрелых плодовых тел, светло-мясо-розоватая. Кожица сухая, мелкозернистая. Мякоть белая. Пластинки приросшие, белые. Кольцо белое, покрыто мелкими точковидными бородавками. Ножка цилиндрическая, слегка расширенная к основанию, полая. Над кольцом — белая, гладкая, под кольцом — зернисто-чешуйчатая, мясо-розовой окраски, как и шляпка, длиной 3—6 *см* и толщиной 0,3—0,5 *см*.

Род Феолепиота (Phaeolepiota)

Феолепиота близка к роду цистодерма. Шляпка, ножка и нижняя поверхность крупного перепончатого кольца покрыты мучнистым легко снимающимся налетом, состоящим из крупных расширенных клеток — с ф е р о ц и с т. От цистодермы феолепиота отличается более крупными размерами плодового тела, желтой или ржаво-желтой окраской спор, с пунктированной оболочкой.

Хорошо изучен вид — *феолепиота золотистая*, или *зонтик золотистый* (Ph. aurea, табл. 43). Встречается этот очень яркий гриб с августа по октябрь на почве среди травы в лесах, парках, насаждениях кустарников. Он обитатель умеренных зон Северной Америки, Европы, Азии. Распространен и в Советском Союзе. Весь гриб золотисто-желтый, иногда с оранжево-красным оттенком, очень крупный. Диаметр шляпки 5—25 *см*. Шляпка плоско-выпуклая, гладкая или мелкочешуйчатая, в центре обычно более темноокрашенная. Мякоть белая или желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке, сначала светло-желтые, позже ржаво-коричневые. Ножка цилиндрическая, в середине иногда несколько вздутая, светло-бурая или одноцветная, со шляпкой, длиной 6—25 *см* и толщиной 1—5 *см*. Вверху над кольцом она с хлопьями, под кольцом — гладкая. Кольцо широкое, пленчатое, с ржавым налетом и радиальными полосками на его верхней стороне. Гриб съедобен.

СЕМЕЙСТВО НАВОЗНИКОВЫЕ, ИЛИ КОПРИНУСОВЫЕ (COPRINACEAE)

Семейство навозниковых объединяет виды грибов, отличающихся темноокрашенными спорами: черными, оливково- или фиолетово-коричневыми, темно- или красновато-бурыми. Растут они в основном на богатой перегноем почве, часто на навозе или листовом опаде и мертвой древесине. В большинстве они сапрофиты, и лишь отдельные виды из них паразитируют на живой древесине или шляпочных грибах. Часто встречаются они в местах, связанных с деятельностью человека, на обогащен-

ной перегноем почве: на пастбищах, около животноводческих ферм, в огородах, садах, парках и т. д. В лесах поселяются грибы, обитающие на древесине (чаще на пнях) и листовом опаде. Все они принимают активное участие в разложении растительных остатков.

Плодовые тела различных размеров. Шляпка чаще колокольчатая, окраска их беловато-сероватых или желтовато-коричневых оттенков. Мякоть или сухая или от мясистой до пленчатой. Часто очень хрупкая, ломкая. У грибов ряда видов рода *копринус* (Coprinus) при созревании расплывается в чернильно-черную жидкость. Ножка центральная. Пластинки от свободных до почти нисходящих по ножке, с параллельными сторонами или почти конусообразные на разрезе. Есть грибы с частным покрывалом, с общим, с частным и общим покрывалами. Обычно покрывала быстро исчезают, часто не оставляя кольца на ножке.

Семейство содержит 4 рода: наиболее типичный и обширный — род *копринус* (Coprinus) с быстро расплывающейся шляпкой; близкий к нему тоже большой род *псатирелла* (Psathyrella) с нерасплывающейся, а медленно загнивающей шляпкой и 2 малочисленных рода — *панэолус* (Panaeolus) с пятнистыми пластинками и *анеллария* (Anellaria) с сохраняющимся колечком на ножке.

Род Копринус (Coprinus)

Родовое название этих грибов — копринус — происходит от греческого слова «копрос» (copros), что значит «навоз». Отсюда второе очень распространенное название этого рода — н а в о з н и к и. Грибы, поселяющиеся на навозе, называют к о п р о ф и л а м и. К этой экологической группе грибов относятся и многие копринусы. Всего род включает около 200 видов. Они являются космополитами и распространены почти по всему земному шару. Виды этого рода селятся на навозе травоядных животных, хорошо удобренной почве, на разрушающихся пнях и других растительных остатках. Поэтому они часто встречаются в садах, огородах, на мусорных кучах, около животноводческих ферм, на лугах, где пасется скот. Эти грибы поселяются и в городах (они в изобилии бывают в парках, на газонах скверов). Встречаются они и в лесу, особенно на опушках, куда заходит при пастьбе скот. Более мелкие виды (например, Coprinus dissiminatus) обильно покрывают полуразложившиеся пни.

Шляпка правильной формы, в молодом возрасте чаще колокольчатая. В зависимости от вида она может быть и гладкая, и хлопьевидно-чешуйчатая, и волокнистая, и радиально-рубчатая. По окраске — белая, серая, желтоватая. Ножка обычно центральная. Плодовое тело в целом тонкомясистое. Общее и частное покрывала чаще отсутствуют или быстро исчезают. И лишь у немногих видов может быть кольцо в средней части ножки (таков *навозник серый* — Coprinus atramentarius) или кольцо и мешковидное влагалище у ее основания (*навозник белый* — Coprinus comatus). Пластинки свободные, сначала белые, потом серые или фиолетовые и наконец чернильно-черные. Иногда пластинки срастаются, образуя вверху вокруг ножки кольцевидное утолщение — к о л л а р и у м (у C. plicatilis). Споровый порошок, от которого зависит цвет пластинок, черный или темно-коричнево-фиолетовый (рис. 187).

Грибы навозники обладают целым рядом интересных особенностей. Среди грибов — они эфемеры. Растут и созревают так быстро, что соперничать с ними в этом не может ни один гриб. Жизнь мелких видов чрезвычайно коротка. Замеченные вечером, прожив всего лишь одну ночь, они к утру исчезают. Развитие более крупных видов, например *навозника белого* (Coprinus comatus), протекает немного дольше. Но и у него уже через 48 *ч* после образования плодового тела шляпка чернеет и расплывается в черную жидкую массу, содержащую многочисленные споры. Это явление называется а в т о л и з о м (табл. 44). Созревание базидиоспор, находящихся на пластинках копринусов, начинается с нижнего края шляпки. Именно с него начинается и автолиз, благодаря чему шляпка постепенно снизу вверх укорачивается. Это связано с тем, что у многих видов копринуса шляпка не вполне раскрывается и остается колокольчатой, а пластинки не суживаются к свободному концу. Все это затрудняло бы опадение спор. В связи с этим созревание и опадение спор идет у них не одновременно, а последовательно снизу вверх.

По мере созревания и опадения спор край шляпки автолизируется и не мешает опадению выше лежащих спор. У грибов с широко раскрывающейся шляпкой автолиз выражен слабее.

С а ж и с т о-ч е р н а я масса расплывшейся шляпки некоторых видов (в частности, Coprinus comatus и Coprinus atramentarius) — основной источник так называемых копринусовых чернил, состоящих из суспензии спор гриба в воде, гуммиарабика и некоторых

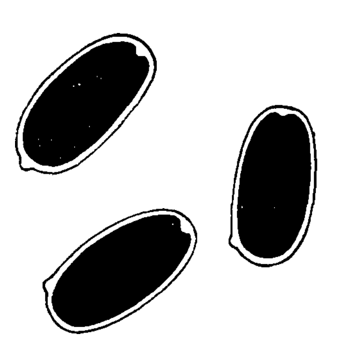


Рис. 187. Споры навозников (копринусов).

других веществ. Они используются для ретуши в фотографии и в особых случаях для письма и рисования. Подлинность написанного такими чернилами текста или рисунка всегда можно установить по наличию в них спор гриба, что имеет значение для устранения подделок в особо важных документах. Поэтому навозников еще называют чернильными грибами.

У некоторых навозников запах расплывающейся шляпки привлекает мух, которые, садясь на них, разносят пристающие к ним споры.

Плодовое тело мелкого копринуса (Coprinus sterquilinus, диаметр шляпки 2—6 *см*) образует $100 \cdot 10^6$ спор, крупного (Coprinus comatus, диаметр шляпки 6—15 *см*) — $5200 \cdot 10^6$ спор. Таким образом, энергия размножения этих грибов огромна.

Копринусы хорошо растут в культуре и благодаря этому послужили объектом многочисленных экспериментальных исследований по биологии грибов: изучение гомо- и гетероталлизма, распределения полов, наследования пола и других свойств, отношения к температуре, свету и влияния этих факторов на образование плодовых тел; изучение химического состава и обмена веществ у грибов и т. д.

Особый интерес в настоящее время представляют ферменты этих грибов. У копринусов, растущих как сапрофиты на древесных остатках, на лесной подстилке, на старых компостах, разлагающих эти субстраты, особый интерес представляют ферменты целлюлазы, с помощью которых гриб разлагает и усваивает клетчатку. Установлено, что для некоторых видов Coprinus вполне пригодным субстратом являются древесные опилки, что уже находит применение в процессах биологической переработки древесных отходов. Наиболее перспективны в этом отношении виды C. domesticus, C. radians, C. micaceus — продуценты высокоустойчивых, активных целлюлаз.

Первые испытания по получению органических удобрений из отходов древесины с использованием C. domesticus были проведены в СССР в 1966 г. и дали положительные результаты. Компост из опилок, полученный при участии гриба и внесенный в почву, в 3 раза повысил урожай салата. В ряде работ показано, что виды рода Coprinus входят в состав микофлоры, обусловливающей разложение растительных остатков некоторых сельскохозяйственных культур (капусты и др.), и принимают участие в разложении органических веществ в окультуренных почвах.

Учитывая все сказанное, можно констатировать, что копринусы принимают самое активное участие в разложении органических веществ и, следовательно, в общем круговороте веществ в природе.

Навозник серый (C. atramentarius, табл. 44) обладает интересным свойством. По данным чешских и французских микологов, он является хорошим противоалкогольным средством. После его употребления в пищу в течение довольно длительного времени употребление спиртных напитков вызывает временное отравление, симптомы которого вскоре проходят. Действующее вещество серого навозника — тетраэтилтиурамиддисульфид — окисляет вводимый в организм спирт. Это вещество получено синтетическим путем и применяется под названием «антабус».

Ряд навозников является хорошими, но малоизвестными съедобными грибами (C. comatus, C. micaceus, C. cinereus). Их собирают любители как первоклассные съедобные грибы. Их мякоть, сладкая, нежная, белая, без сока, обладает очень приятным вкусом. Но собирать эти грибы нужно только в молодом возрасте, когда пластинки их еще чисто-белые, и тут же быстро приготавливать грибы. Потемневшие грибы в пищу непригодны. Выращивание их для пищевых целей невозможно из-за очень быстрого созревания и автолиза, препятствующих транспортировке.

Некоторые виды копринусов известны как сорняки или сорные грибы на грядах, приготовленных для выращивания шампиньонов. Они развиваются и появляются значительно раньше шампиньонов и, по мнению некоторых шампиньоноводов, вредят шампиньонам, забирая из субстрата часть питательных веществ. Но, с другой стороны, их появление на шампиньонных грядках служит показателем того, что субстрат для шампиньонов — компостированный навоз — подготовлен хорошо.

Один из самых распространенных видов рода — *навозник белый*, или *лохматый* (C. comatus, табл. 44). Этот гриб — постоянный обитатель огородов, парков, выпасов, мусорных участков около домов. На навозе или перегнойной почве сначала появляется белое яйцо. Затем общее покрывало разрывается, и вырастает белый, похожий на колокольчик, очень крупный гриб. Ножка длиной 15—20 *см* и толщиной 1,5—2,5 *см*, в основании утолщенная и слабокорневидно-вытянутая, белая, шелковистая, блестящая, полая. Вверху с белым подвижным кольцом и в основании с белым мешковидным влагалищем. Шляпка диаметром 5—10 *см*, тоже белая. Края шляпки разрываются, разлохмачиваются. Также разлохмачивается кожица на поверхности шляпки, отчего она вся покрыта концентрически расположенными широкими желтоватыми чешуйками. И мы видим очень крупный лохматый неопрятный гриб на длинной ножке. Пластинки свободные, сначала белые, затем они быстро

краснеют, чернеют и наконец расползаются вместе с мякотью шляпки в черную жидкость. В молодом возрасте, до почернения тканей, гриб съедобен и имеет хороший вкус. Другой съедобный копринус — *навозник мерцающий* (C. micaceus,) растет обычно большими скученными группами на пастбищах, огородах, около гнилых пней. Его колокольчатая шляпка диаметром 3—6 *см*, рыжая, желто-ржавая, книзу волокнисто-полосатая, покрыта блестящими, позже исчезающими чешуйками (поэтому он и получил название «мерцающий»). Мякоть гриба палевая. Пластинки ланцетовидные, слабо приросшие к ножке, сначала белые, затем темно-коричневые и черные. Ножка полая, ровная, шелковисто-волокнистая.

Непосредственно на навозных кучах и в старых парниках растет *навозник настоящий* (C. cinereus) с яйцевидной пепельно-серой шляпкой.

Съедобным, с указанной выше оговоркой о противоалкогольных свойствах, является и *навозник серый* (C. atramentarius, табл. 44). У него сначала яйцевидная, а затем широко-колокольчатая шляпка диаметром 5 — 10 *см*, серая, на вершине коричневатая с бурыми мелкими чешуйками. Края шляпки растрескиваются. Пластинки широкие, свободные, сначала белые, затем краснеющие и под конец черные. Ножка длинная, 10—20 *см*, внутри полая, белая, гладкая. У основания слегка буроватая, с белым, быстро исчезающим кольцом. Растет этот гриб на выгонах, в садах и огородах. Вкус его сладковатый, приятный. Из несъедобных более мелких видов чаще всего встречается *навозник домовый* (C. domesticus). Он растет в садах у изгородей, а также у жилых построек, иногда выступая даже из щелей полов старых деревянных строений. Шляпка сначала яйцевидная, потом колокольчатая, полураспростертая, серовато-коричневая, а в центре темно-бурая, мучнисто-чешуйчатая, диаметром 3—6 *см*. Пластинки приросшие, белые, потом красновато-мясные и наконец черно-коричневые. Ножка ровная, полая, длиной 5—8 *см* и толщиной 0,3—0,8 *см*, белая, шелковисто-серебристая.

На пастбищах, на лугах, в садах и около дорог растет голубовато-серый навозник с радиально-складчато-полосатой шляпкой (C. plicatilis). Самая вершина шляпки коричневатая. Пластинки редкие, сначала палевые, потом серые и наконец черные. Подходя к ножке, пластинки срастаются между собой, образуя в ее верхней части колечко (коллариум). Размеры гриба небольшие: шляпка диаметром 1—3 *см*, ножка высотой 3—8 *см* и толщиной 0,2 *см*. Один из самых мелких навозников — *рассеянный* (C. disseminatus). Шляпка диаметром 1—2 *см*, а часто и еще меньше, округло-колокольчатая, сначала беловатая, потом светло-пепельно-серая. Обычно складчато-полосатая. Ножка длиной 2,5—6 *см* и толщиной 0,2 *см*, нежная, ломкая, внизу с белым хлопьевидным сплетением мицелия. Растет этот гриб большими скученными группами, обычно на пнях или около них с начала весны и до конца лета.

Род Псатирелла (Psathyrella)

Этот род очень близок к роду копринус. Он включает около 90 видов. Грибы очень сходны по внешнему виду с видами копринусов, но, в отличие от них, при созревании не расплываются в жидкую чернильную массу, а медленно загнивают. Покрывало развито слабо и едва заметно на ранних стадиях развития плодового тела. Шляпка колокольчатая, тонкомясистая. Мякоть белая. Ножка хрящеватая, без кольца. Пластинки свободные или приросшие. Споры с толстой оболочкой, черные или темно-коричневые.

Растут эти грибы как сапрофиты на гнилой древесине, особенно часто на пнях, почве, навозе и в меньшем числе как паразиты на живой древесине и шляпочных грибах. В субстрате образуют короткие, но довольно толстые мицелиальные тяжи — ризоморфы. По распространению — космополиты. Съедобны 2 вида:

Псатирелла Кандолля (Psathyrella candolleana), который считается отличным по своим вкусовым качествам грибом. Но используется он мало, причем более известен в Северной Америке, чем в Европе. Шляпка этого гриба диаметром 4—7 *см*, ширококолокольчатая, радиально-морщинистая, кремовая, буроватая. Пластинки сиренево-серые, потом почти черные. Ножка длиной 7—10 *см*, трубчатая, белая или кремовая, вверху пушистая от мелких чешуек. Растет этот довольно крупный гриб группами на земле, на древесине лиственных пород и на живых деревьях, образуя под их корой ризоморфы. Плодоносит летом и осенью.

Другой съедобный гриб — *псатирелла бурая* (P. fusca). Растет часто большими скученными группами на пнях и около них, а также на стволах живых лиственных пород. Шляпка сначала яйцевидная, потом распростертая, с бугром на вершине и с загнутым вверх краем, диаметром 5—8 *см*. Окраска светло-буровато-желтая или светло-охряная. Поверхность морщинистая или мелкочешуйчатая, с возрастом — гладкая. По краю шляпки белые повисающие хлопья от частного покрывала. Мякоть белая, рыхлая. Пластинки приросшие, сначала белые, затем буровато-фиолетовые. Ножка полая, ломкая, вверху мучнистая.

Весной и в начале лета вдоль лесных дорог, тропинок, на полях преимущественно на песчаной почве обильно появляется *псатирелла бархатистая* (P. velutina). Это крупный гриб, диаметром шляпки 6—10 *см*. Шляпка золотисто- или рыже-буровато-коричневая, бархатисто-войлочная благодаря покрывающим ее волокнистым чешуйкам, полушаровидная, позже распростертая, тонко мясистая. По краю с желтоватыми хлопьями — остатком частного покрывала. Пластинки шоколадно-коричневые и позже фиолетово-черные с белым краем. Они выделяют капли прозрачной жидкости, отчего выглядят пятнистыми. Поэтому гриб называют еще плачущим. Ножка полая, грязновато-белая с коричневыми, тоже волокнистыми чешуйками. На ней обычно остается след от быстро исчезающего кольца. По некоторым данным гриб ядовит. Обычно же в определителях он обозначен как подозрительный.

Многие другие виды интересны своими местообитаниями. Например, Psathirella trepida селится на болотах. Это небольшой гриб с ширококолокольчатой шляпкой диаметром 2—3 *см*, темно-кофейно-коричневого цвета, водянистый, очень ломкий. Ножка почти белая, водянистая, прозрачная. Пластинки, приросшие к ножке, вздутые в середине, сначала серые, затем темно-коричневые.

Псатирелла карликовая (Psathirella pygmaea) с тонкоперепончатой серой полупрозрачной шляпкой диаметром 1—1,5 *см*, встречается большими группами на земле в оранжереях.

На корнях отмирающих виноградных лоз поселяется псатирелла виноградная (P. ampelina). Это гриб на длинной (6—12 *см*) прямой белой ножке, переходящей в ризоморфу. В основании ножка волосистая. Шляпка диаметром 2—3 *см*, коническая, светло-коричнево-бурая. Пластинки розовато-фиолетовые, потом с возрастом серо-коричнево-пепельные.

На жирных пастбищах и по колеям лесных дорог часто и обильно растет *псатирелла наклонная* (P. prona) на изогнутой ножке с колокольчатой кофейно-буроватой водянистой шляпкой диаметром 0,5—1,5 *см*.

Род Панэолус (Panaeolus)

Род *панэолус* (Panaeolus) с тонкошелковистым частным покрывалом, быстро исчезающим, т. е. без кольца на ножке, с приросшими к ножке пластинками, пятнистыми от темноокрашенных спор. Шляпка диаметром 1—4 *см*, сероватая или желто-глинистая. Субстрат для этих грибов — навоз, гнилая солома, перегнойная почва. Встречаются они чаще всего на пастбищах, а также в садах, огородах и парках. Ареал космополитный. В роде 6 видов. Несъедобны.

P. sphinctrinus с красноватой мякотью и P. papilionaceus с беловатой используются как источники наркотических средств некоторыми индейскими племенами в Центральной Америке наряду с другими грибами, обладающими таким же наркотическим и галлюциногенным свойством. В больших дозах они смертельно ядовиты. Они часто появляются как грибы-сорняки на шампиньонных грядах, но существенного вреда, вероятно, не приносят.

Интересно отметить, что во многих видах рода *панэолус* (Panaeolus) найдено вещество индольной природы — серотонин (5-окситриптамин). Он встречается и в животных организмах, где его основная функция — регулирование тонуса почечных сосудов. В грибах из разных родов найдены производные бетаина — четвертичного аммониевого основания — тригонеллин и гомарин, которые также были известны раньше только в животных объектах. Здесь обнаруживается одна из сходных черт обмена веществ у грибов и животных. Известно также, что запасное вещество в клетках грибов — гликоген — тоже характерно для животной клетки и не встречается у большинства других растений. В клеточной оболочке большинства грибов содержится не целлюлоза, как это характерно для растений, а хитин — вещество, близкое по составу к хитину насекомых. На основании таких фактов выдвинута гипотеза, что грибы более близки животным организмам, чем растительным, и их предлагают выделить в самостоятельное царство грибов Mycota наряду с царствами растений и животных.

Род Анеллярия (Anellaria)

В отличие от других родов семейства (Coprinaceae) у анеллярии почти постоянно сохраняется на ножке перепончатое кольцо. Шляпка колокольчатая, тонко мясистая, диаметром 3—6 *см*. Пластинки свободные, реже слабоприросшие к ножке. Растут на конском навозе или перегнойной почве на полях, в садах, на тучных лугах. Род включает два вида, являющихся космополитами и обитающих от полярного круга до экватора во всех странах света. Оба вида съедобны.

Наиболее часто встречается *анеллярия полуяйцевидная* (Anellaria semiovata). Гриб довольно крупный, шляпка диаметром 3—5 *см*, глинисто-беловато-желтоватая, яйцевидно-колокольчатая. Мякоть тонкая, беловатая. Ножка цилиндрическая, очень длинная (5 — 20 *см*), около 1 *см* толщины. Растет гриб на перегное и конском навозе с весны до осени.

Другой вид — A. sepulchralis — особенно распространен в Океании и далее на восток до

Америки, где встречается с севера штата Мичиган в США до юга Аргентины. Он так же, как и указанные выше виды Panaeolus, обладает галлюциногенным свойством.

СЕМЕЙСТВО СТРОФАРИЕВЫЕ (STROPHARIACEAE)

Семейство строфариевых объединяет роды грибов, отличающиеся характерной окраской спор: преимущественно пурпурно-коричневой или с лиловым оттенком — от черно-лилового до светло-коричнево-лилового. В основном это сапрофиты на древесине (роды фолиота и кюнеромицес), травянистых растительных остатках (роды псилоцибе и гифолома), а также на почве (преимущественно грибы рода строфария). Есть среди них и паразиты на живых деревьях. Большинство из них — активнейшие разрушители древесины и растительных остатков, особенно валежника в лесу. Здесь они выполняют важнейшую функцию разрушения древесных остатков, участвуя в круговороте веществ. Встречаются они чаще всего в лесах, парках, реже на открытых травянистых местах: лугах, пастбищах, на болотах среди мхов. Плодовые тела этих грибов имеют различные размеры: от 1—2 до 15—20 *см* диаметром шляпки. Окраска шляпки также очень разнообразна (сине-зеленая, золотисто-коричневая, красновато-коричневая, желтая и т. д.). Консистенция плодовых тел в основном мягкомясистая. Ножка центральная, реже эксцентричная. Пластинки от полусвободных до полностью приросших к ножке или слегка сходят по ней. Кольцо на ножке может отсутствовать. Общего покрывала (в о л ь в ы) нет. По распространению в основном космополиты.

Семейство включает 5 родов (насчитывающих в основном от 15 до 30 видов): *строфария* (Stropharia), *псилоцибе* (Psilocybe), *гифолома* (Hypholoma), *фолиота* (Pholiota), а также один небольшой род *кюнеромицес* (Kuehneromyces), включающий всего 2 вида. Некоторые систематики выделяют еще один род — *пахилепириум* (Pachylepyrium) с одним видом P. funariophilum, который поселяется на пожарищах обычно среди дерновинок зеленого мха Funaria hygrometrica.

Род Строфария (Stropharia)

Родовое название этих грибов происходит от греческого слова «строфос», означающего «пояс», «перевязь», и обусловлено наличием у видов этого рода крупного, долго сохраняющегося пленчатого кольца на ножке. Род содержит около 15 видов. По ареалу они почти космополиты, по способу питания — сапрофиты. Поселяются эти грибы на земле (S. aeruginosa, табл. 41), на древесине (S. hornemannii), на различных растительных остатках (S. rugoso-annulata), некоторые (копрофилы) растут на навозе (S. semiglobata), встречаются на лугах, в степях, в различных типах леса.

Шляпка строфарии полушаровидная, более или менее мясистая, клейкая, чаще слизистая, водянистая, очень редко сухая. По окраске — желто-охряных или реже зеленовато-серых оттенков. Ножка обычно центральная. У молодого плодового тела всегда имеется частное покрывало. При развертывании шляпки оно остается в виде кольца на ножке. Пластинки, приросшие к ножке, сначала светлоокрашенные, потом темнеющие до почти черных.

Некоторые грибы этого рода считают съедобными, но обычно их не собирают. Так, вполне съедобным видом является *строфария сине-зеленая* (S. aeruginosa), хотя в некоторых справочниках ее снабжают пометкой подозрительного гриба. Растет она на почве в различных лесах, на пнях, особенно хвойных пород, на пастбищах, среди органического мусора на свалках. Встречается с августа и до поздней осени. Этот гриб обладает редкой среди грибов четко выраженной сине-зеленой окраской шляпки и ножки, голубоватой мякотью. Вероятно, эта необычная окраска является одной из причин, по которым к нему относятся с предубеждением. Шляпка диаметром 3—8 *см*, ширококолокольчатая, потом распростертая, синевато-зеленоватая, с белыми хлопьями по краю (остатки частного покрывала). Кожица шляпки слизисто-клейкая. Пластинки сначала сине-зеленые, цвета шляпки, затем дымчато-серые и, наконец, фиолетово-бурые, с белым краем. Выше кольца ножка гладкая, под кольцом покрыта белыми хлопьевидными исчезающими чешуйками. Растет гриб небольшими группами, реже одиночно. Употребляют в пищу его в свежем, маринованном и соленом виде.

Другой малоизвестный съедобный гриб — *строфария с морщинистым кольцом*, или кольцевик (S. rugoso-annulata, табл. 41), цвет его шляпки варьирует от серо-коричневой до каштаново-красной. Цвет пластинок изменяется от серо-голубого у молодых плодовых тел до черно-фиолетовых у зрелых. Диаметр шляпки в среднем 8—10 *см*, в отдельных случаях может превышать 25 *см*. Ножка желтовато-серая, с двойным кольцом, верхний слой которого белый, гофрированный, чем обусловлено и название гриба. Грибы крупные. Масса одного плодового тела может достигать 1 *кг*. Плодоносит в естественных условиях с августа по октябрь. Вкус гриба приятный. Известен он во Франции, в ГДР, ФРГ, Японии, а также в Северной и Южной Америке. Приурочен он к средним широтам. Для СССР отмечен в Приморье. Встречается он редко и необильно, в основном на лу-

гах, но бывает и на полях, в местах, где в земляных ямах хранится картофель. Этот гриб — типичный почвенный сапрофит. Он не является микоризообразователем и никогда не встречается в лесах и рощах. Его природный субстрат — хорошо удобренная почва, растительные остатки.

С 1969 г. строфария с морщинистым кольцом стала одним из культивируемых грибов. Учитывая большой интерес грибоводов-любителей, специалисты ГДР задались целью подыскать такой гриб, который был бы не требователен к условиям выращивания и который можно было бы легко культивировать в небольших хозяйствах. После ряда экспериментов остановились на этой строфарии как на наиболее подходящем объекте. Первые же опыты в закрытом грунте и на открытых делянках показали, что этот гриб имеет некоторые преимущества перед широко распространенным в культуре двуспоровым шампиньоном. Во-первых, субстрат для этого гриба (солома всех видов и отходы льна) легкодоступен и дешев. Во-вторых, субстрат не требует специальной подготовки (компостирования) и нуждается только в увлажнении. В-третьих, гриб устойчив к высокой температуре, низкой влажности воздуха и т. д., поэтому его можно выращивать не только в закрытых помещениях, но и в открытом грунте, делая легкие укрытия. Посадочным материалом является свежая стерильная грибница, выращиваемая в ГДР в специальной лаборатории. Расход грибницы — 1 *кг* на 1,5 $м^2$ соломенной гряды. Средний урожай грибов 3—4 *кг* на 1 $м^2$. Широкие опыты, проведенные в различных местах ГДР, позволили разработать рекомендации к ведению этой культуры. Совершенствование технологии выращивания этой строфарии продолжается. К работе по ее освоению широко привлекаются грибоводы-любители. Будущее этого гриба, вероятно, за небольшими хозяйствами и грибоводами-любителями, в то время как будущее шампиньоноводства — за крупными специализированными предприятиями.

Ядовитым представителем этого рода является гриб с очень крупным плодовым телом — *строфария Горнеманна* (S. hornemannii). Растет гриб в хвойных лесах на почве, у основания пней и даже на разлагающейся древесине. Шляпка его диаметром 4—12 *см*, слизистая, гладкая. У молодых экземпляров она желто-коричневая, у зрелых — лилово-темно-серая. Мякоть белая. Пластинки сначала белые, к зрелости почти черные с фиолетовым оттенком. Ножка белая, с белым буреющим кольцом. Ниже кольца ножка покрыта крупными белыми хлопьевидными чешуйками, обычно сохраняющимися.

Одним из немногих копрофилов, поселяющихся на навозе домашних и диких травоядных животных, является *строфария полушаровидная* (S. semiglobata) — небольшой гриб, в отличие от описанных выше с диаметром шляпки всего 1—4 *см*, на тонкой, длинной ножке. Шляпка гриба полушаровидная, окрашена очень ярко; лимонно-желтая или охряная, очень слизистая и клейкая. Пластинки, приросшие к ножке, в зрелости буро-лиловые.

Этот гриб встречается довольно часто на полях, лесных дорогах и тропинках и в других местах с унавоженной жирной почвой или прямо на навозе.

Род Псилоцибе (Psilocybe)

В настоящее время род псилоцибе насчитывает около 20 видов. При этом американские и азиатские виды изучены слабо. Виды этого рода являются космополитами и широко распространены почти по всем континентам. Грибы рода псилоцибе — сапрофиты. Поселяются они на почве, отмерших ветвях и стеблях растений, встречаются на опилках, многие обитают на сфагновых болотах, торфе, навозе. Встречаются в лесу на лесном перегное. Характерная черта многих грибов — обитание на заболоченной почве. Поэтому они относятся к гелофитным видам.

Окраска шляпки красноватая, желтая или оливковая. Шляпка сухая или водянистая, в зависимости от местообитания гриба. Пластинки, приросшие к ножке или слабо нисходящие по ней. Споры буро-фиолетовые, эллипсоидальные или зерновидные. Покрывало едва заметно или совсем отсутствует. Ножка хрящеватая.

Съедобных грибов в этом роде нет. Однако они имеют своеобразное применение. В некоторых рукописях XVI — XVII вв., в которых описывается исчезнувшая культура ацтеков, есть упоминание об индейских ритуальных обрядах, в связи с которыми употребляли грибы, вызывающие галлюцинации. Галлюциногенные свойства некоторых грибов были известны жрецам майя в древней Мексике, которые использовали их при религиозных церемониях. Эти грибы употребляются в Центральной Америке очень давно. Индейцы считают их божественными грибами. Найдены даже каменные изображения грибов, почитавшихся индейцами как божества.

Из грибов, относящихся к роду псилоцибе, было выделено галлюциногенное вещество, названное псилоцибином. Это фосфорный эфир 4-оксидиметил-триптамина ($CH_{12}O_4N_2P$). Фармакологические испытания показали, что псилоцибин не ядовит. Доза око-

ло 1 *мг* вызывает у человека состояние опьянения уже через 20—30 *мин* после приема. Доза до 4 *мг* вызывает состояние отрешенности от действительности, а при более высоких дозах (до 12 *мг*) наступают глубокие изменения в психике, появляются галлюцинации. В настоящее время за рубежом это вещество синтезируют и применяют для лечения некоторых психических заболеваний. Очень интересно действие псилоцибина на больных, страдающих потерей памяти. Почти у 50% больных появляются воспоминания, оживление, исчезает боязливость и сдержанность. Больные вспоминают то, что ими было забыто, и помогают врачам глубже понять причины возникновения заболевания. Однако вещество псилоцибин становится очень опасным галлюциногенным средством, если его используют не в лечебных целях, без врачебного контроля.

К настоящему времени псилоцибин найден у некоторых грибов из родов *панэолус* (Panaeolus), *строфария* (Stropharia), *анеллярия* (Anellaria). К галлюциногенным грибам сейчас относят около 25 видов и из них 75% составляют представители рода *псилоцибе* (Psilocybe), например P. caerulescens, P. semilanceata, P. pelliculosa, P. cubensis.

Кроме псилоцибина, в галлюциногенных грибах присутствует еще одно вещество, обладающее также психотропным действием,— псилоцин, близкий по строению к псилоцибину. В грибах родов строфария и псилоцибе, так же как и в роде панэолус, обнаружены индольные производные (триптамин и др.), которые обладают антикоагулирующим действием на растворы фибриногена. Грибные препараты с таким действием могут найти применение при лечении тромбозов.

К видам, растущим на сырых, заболоченных местах и являющихся там обычными, относится *псилоцибе темно-бурая* (P. atrobrunnea) с колокольчатой водянистой шляпкой диаметром 3—5 *см*. Пластинки, приросшие к ножке, позже отстающие от нее, редкие, толстые, буроватосерые, с белым краем. Вкус и запах редечный или мучной. Растет гриб среди сфагновых мхов.

На таких же торфяных болотах и заболоченных лугах, в лесах среди мхов распространена *псилоцибе влажная* (P. paupera). Это мелкий гриб с распростертой рыжевато-бурой шляпкой диаметром 1,5—3 *см*, имеющей на вершине выступающий округлый бугорок более темной окраски. Пластинки, приросшие к ножке, сероватo-фиолетовые. Ножка полая внутри, ржавокоричневая, вверху более светлая, волокнистая.

На пастбищах и верещатниках встречается *псилоцибе вересковая* (P. ericaceae). Шляпка этого гриба выпуклая или колокольчатая, в центре вдавленная, диаметром 2—4 *см*, коричневая или темно-бурая с желтым оттенком, слегка слизистая, с белыми хлопьями по краю. Пластинки, приросшие к ножке, широкие, вздутые, суженные к концам и с белым краем. Окраска их желто-бурая, потом почти черная.

Псилоцибе копрофильная (P. coprophila) — типичный копрофильный гриб, поселяющийся на коровьем навозе, на пастбищах. Шляпка распростертая, с бугром, диаметром 2—4 *см*, красновато-коричневая, гладкая, слабослизистая. Мякоть белая, тонкая. Пластинки выемчатые, слабонисходящие по ножке, очень широкие, частые, синевато-серые, позже темнеющие. Ножка слабо утолщена внизу, палевая, мучнистая вверху.

В лесах, на пастбищах и по окраинам дорог обитает тоже галлюциногенный гриб с очень характерным строением — *псилоцибе полуланцетовидная* (P. semilanceata). Шляпка у него коническая, потом слабораспростертая, с острым бугром, диаметром 1—5 *см*, желтовато-зеленоватая, потом темнеющая, коричневатая, с отделяющейся в виде слизистых пленок кожицей. Пластинки узкие, приросшие к ножке, частые, сначала светло-кремовые, а по созревании темно-пурпурно-фиолетовые.

Род Гифолома (Hypholoma)

В основном эти грибы, как и большинство шляпочных,— сапрофиты. Иногда встречаются они и как паразиты на древесине и валежнике. Некоторые из них растут среди сфагнума, осок, зеленых мхов (в частности, среди кукушкиного льна).

Часть грибов встречается на лесной почве в хвойных лесах среди опавшей хвои, например *гифолома окаймленная* (Hypholoma marginatum). Некоторые грибы поселяются в лесу на местах старых костров. Род включает около 20 видов. По распространению они преимущественно космополиты. Европейские виды изучены хорошо. Гифолома встречается также в Северной Америке и в большей части Азии. Более детальное изучение рода, несомненно, увеличит число его видов в будущем.

Шляпка этих грибов диаметром 3—10 *см*, окраска ее чаще яркая, оранжево-желтая или кирпично-красная, реже буроватая. Ножка без кольца. Вкус у многих грибов горький.

Относительно съедобности и ядовитости некоторых грибов данные очень противоречивые. В основном можно считать, что съедобных грибов в роде гифолома нет. Однако по данным крупнейшего специалиста по шляпочным грибам Р. Зингера, *ложноопенок кирпично-красный* (H. sublateritium, табл. 44) употребляют в пищу в Европе (Италия) и в Северной Аме-

рике. В отечественной литературе он обозначен как ядовитый и очень горький. *Ложноопенок серно-желтый* (H. fasciculare) является, безусловно, ядовитым грибом (табл. 43). В литературе зафиксированы факты отравления этим грибом при случайном употреблении его в пищу вместе с *настоящим опенком* (Armillariella mellea) и *летним опенком* (Kuehneromyces mutabilis). Вероятность попадания ядовитых грибов при сборе опят (особенно настоящих и летних опят) очень велика. Это определяется сходством их местообитания (на древесине), характером роста (большими группами), внешним морфологическим сходством и сроками плодоношения. От настоящего осеннего опенка серно-желтый отличается окрашенными спорами (у первого они белые). От летнего опенка серно-желтый отличается оттенком окраски спор (у первого они коричневые или бурые, а у серно-желтого опенка они имеют хорошо выраженный зеленоватый оттенок).

Серно-желтый опенок относят к группе ядовитых грибов, вызывающих расстройства пищеварительных органов. Химическая природа веществ, обусловливающая ядовитость серно-желтого опенка, до сих пор не установлена.

Ложноопенок кирпично-красный, которого также лучше избегать при сборе грибов, легко можно узнать по типичному яркому, красноватому оттенку шляпки, особенно на ее вершине.

Поскольку большинство грибов рода гифолома обитает на древесине и валежнике, они играют большую роль в разрушении древесины. В отдельных случаях они могут быть причиной гибели ослабленных деревьев, особенно в питомниках.

Один из очень распространенных видов — это указанный выше ядовитый серно-желтый опенок или, как его еще называют, ложноопенок.

Шляпка ложноопенка сначала выпуклая, потом полураспростертая, в центре часто с бугром, желтоватая, в центре более темная с красноватым или оранжевым оттенком. Мякоть светло-желтая. Пластинки сначала серно-желтые, потом зеленовато-оливковые, приросшие к ножке. Вкус гриба горький. Растет он всюду на пнях лиственных пород и около них, реже на стволах живых деревьев, большими группами, часто со сросшимися вместе ножками. По этому характеру роста он очень похож на настоящий осенний опенок. Встречается он с конца июня по сентябрь. В июне — июле он растет одновременно с летним опенком и даже часто вместе с ним на одном и том же пне. Поэтому при сборе летних опят следует быть особенно внимательным, тщательно просматривая все снимаемые с пня или ствола грибы. В Западной Европе (Дания) он встречается часто как полупаразит на розах, особенно привитых на Rosa canina. На пнях хвойных пород, особенно сосны, встречается стерильная форма серно-желтого опенка, у которого пластинки не образуют спор и остаются ярко серно-желтыми.

Обычно с августа и до середины октября на пнях лиственных пород, особенно дуба и бука, поселяется опенок (ложноопенок) кирпично-красный. Шляпка у него округло-выпуклая, полураспростертая, диаметром 3—10 *см*, красно-бурая, кирпично-красная или светло-красновато-коричневая. В центре эти оттенки гуще. Наружный край шляпки обычно более светлый с белыми повисающими хлопьями от покрывала, которые благодаря контрастной окраске шляпки особенно хорошо заметны. Мякоть желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке, выемчатые, сначала грязно-желтые, потом оливково-бурые. Ножка чаще сужена к основанию или ровная, плотная. В некоторых странах Европы этот гриб считают подозрительным (Чехословакия) или просто несъедобным из-за горького вкуса. На территории СССР его считают ядовитым. В то же время в Италии и в Северной Америке это обычный съедобный гриб, что отмечено в американских определителях и руководствах по сбору грибов. Возможно, это связано с весьма вероятным существованием географических форм этих грибов, отличающихся наличием каких-либо вторичных метаболитов, обладающих специфическим (в данном случае токсичным) действием на организм человека и животных. Такие явления известны среди лучше изученных в этом отношении микроскопических грибов. Наконец, могут иметь значение и различные способы обработки данных грибов перед употреблением (засолка, отваривание и т. д.), в результате которых грибы теряют токсичность, как это имеет место при отваривании сморчковых грибов.

Грибы рода гифолома обладают еще одним интересным свойством. Являясь немикоризными грибами, а всего лишь сапрофитами на древесине, они тем не менее часто обладают очень узкой специализацией к субстрату — древесине. Одни растут строго на древесине лиственных пород, как описанные выше серно-желтый и кирпично-красный опенки. Другие приурочены к древесине хвойных, например *гифолома окаймленная* (H. marginatum), поселяющаяся одиночно или небольшими группами только в хвойных лесах среди опавшей хвои на почве или на гнилых пнях сосен и елей. Шляпка этого гриба диаметром 2—4 *см*, округло-колокольчатая, позже плоская, в центре горбовидно-выпуклая. Окраска темно-желто-медовая. Мякоть желтоватая. Пластинки, приросшие к ножке,

светло-соломенно-желтые, позже зеленоватые, с белым краем. Ножка вверху более светлая, а внизу темно-бурая. Встречается этот гриб редко.

Гифолома головообразная (H. capnoides) имеет еще более узкую специализацию и встречается обычно группами только на сосновых пнях. Шляпка этого гриба выпуклая, в середине притупленная или с бугром, диаметром 3—8 *см*, охряно-желтая, по краям более светлая, с повисающими хлопьевидными остатками от покрывала. Мякоть беловатая. Пластинки, приросшие к ножке, сначала беловатые, затем серовато- и темно-фиолетовые. Ножка обычно изогнутая.

Род Кюнеромицес (Kuehneromyces)

Этот род очень близок к роду *фолиота* (Pholiota), описанному далее, но отличается от него отсутствием чешуек на шляпках, наличием особых толстых окрашенных клеток в шляпке — хризоцистид — и способностью шляпки менять внешний вид в зависимости от влажности. Эта способность называется гигрофанностью и служит характерным признаком данного рода.

Окраска шляпки кюнеромицеса желто-бурая, часто по краю она полосатая. Ножка центральная или близкая к этому, длинная, слегка изогнутая. Ножка может быть гладкой или чешуйчатой при гладкой шляпке.

Род включает 6 видов. Все эти грибы — сапрофиты на древесине, опилках или (реже) полупаразиты. Грибница их многолетняя и проходит по древесине пней и стволов. Так как последние прогреваются обычно быстрее, чем почва, то эти грибы часто появляются довольно рано — в июне. Обычный их ареал — умеренная зона. Однако они могут случайно заходить в субтропики и тропики. В типичных тропиках грибы этого рода найдены только высоко в горах (о. Ява). Наиболее обычны они в северных и умеренных районах Северной Америки и Европы, известны в Австралии.

Предполагают, что все грибы рода кюнеромицес съедобны. Особенно часто используют в пищу наиболее распространенный вид *кюнеромицес изменчивый* (Kuehneromyces mutabilis), известный под названием летнего опенка (табл. 44). Шляпка его диаметром 4—6 *см*, в молодом возрасте полуокруглая, потом плоско-выпуклая, при полной зрелости иногда почти распростертая, с опущенным вниз краем. В центре шляпки широко округлый выступающий бугор. Окраска ржаво-буро-коричневая, с концентрическими, водянистыми, более светлыми, просвечивающими полосами. Мякоть белая, водянистая, довольно тонкая. Пластинки, нисходящие по ножке или приросшие к ней, сначала светлые, потом коричневые. Ножка цилиндрическая, немного суженная книзу. Кольцо одноцветное со шляпкой. Иногда оно исчезает, но на ножке остается четкий след от кольца. Растет летний опенок большими группами на пнях. Встречается он и на деревянных строительных конструкциях (например, на деревянных мостах).

Однако в природных условиях этот гриб чаще не разлагает здоровую древесину, а поселяется на частично разрушенной древесине, образуя на ней многочисленные плодовые тела. В одном случае он выступает как полупаразит, вызывая сильную красно-коричневую сердцевинную гниль сосны в Норвегии.

Летний опенок — хороший съедобный гриб. Обычно в пищу употребляют только шляпки, отбрасывая ножки из-за их плотной, хрящеватой консистенции. Появляется он в июне и сходит к концу августа, оправдывая свое название «летний». Однако в ряде районов может плодоносить до октября. Поскольку субстратом для него является доступный материал — мертвая древесина — и плодоносит он большими группами, то неоднократно предпринимались попытки искусственного выращивания этого гриба. В СССР в 30-е годы были проведены успешные эксперименты по выращиванию летнего опенка. Для этого отрезки древесины различных пород деревьев были заражены приготовленной в лаборатории стерильной грибницей. Отрезки древесины (береза, ольха, осина, сосна, ель) длиной 30—35 *см* вымачивали в воде и заражали грибницей, которую вносили в зарубки или гнезда, сделанные по окружности полена. Затем гнезда закрывали корой или дранкой и зараженный отрезок древесины помещали в вертикальном положении в свежевыкопанную яму на расстоянии 0,5 *м* одно от другого. Древесину закапывали таким образом, чтобы над поверхностью земли оставался отрезок высотой до 15 *см*. Почву обильно увлажняли и делянки посыпали слоем опилок для уменьшения испарения влаги. Плодоношение происходило дважды в год — в начале лета и осенью.

Эксперименты, проведенные в течение ряда лет, показали, что урожайность такой культуры может достигать 6 *кг* грибов с отрезка за одно плодоношение. В среднем урожайность опят около 350—500 *г* в год с одного зараженного отрезка древесины. Зараженные отрезки плодоносят 2—3 года. При этом летний опенок неприхотлив и хорошо растет на различной древесине.

В настоящее время в ГДР хорошо разработан способ разведения летнего опенка, аналогичный описанному выше. Субстратом для заражения является древесина бука в виде отрезков стволов

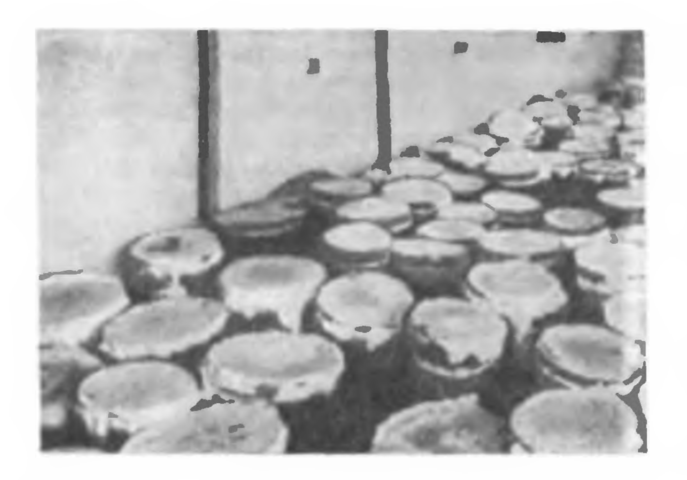


Рис. 188. Отрезки древесины, обмазанные грибной пастой — посадочным материалом летнего опенка.

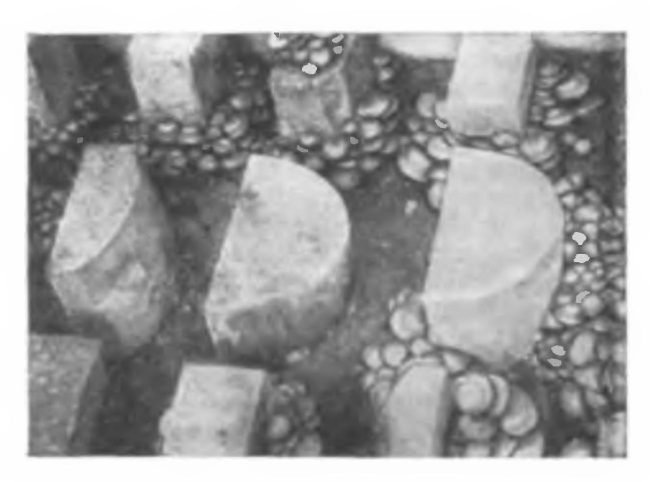


Рис. 189. Плодоносящие отрезки древесины, углубленные в почву.

Рис. 190. Плантация летнего опенка под защитой лесопосадок.

Рис. 191. Выращивание летнего опенка в теплице.

длиной 20—25 *см*. Влажность ее 50—70%. Посадочный материал, изготавливаемый в лаборатории в виде пасты, вносят в отверстия, сделанные на разной высоте брусков. Этой же пастой обмазывают поверхность спила брусков или отрезка древесины (рис. 188). Затем отрезки древесины можно уложить штабелями или частично углубить в почву (рис. 189). Выращивание производится как в закрытых помещениях, так и на открытом воздухе, но в местах, защищенных от прямых солнечных лучей и ветра (рис. 190). В качестве культивационных помещений используют подвалы, землянки, а также специальные помещения типа теплиц или даже парников, куда расставляют зараженные отрезки древесины (рис. 191). Такие парники укрывают деревянными щитами. Плодоношение наступает через 8—10 месяцев и длится периодически (чаще один раз в год) в течение 2—3 лет. За три года без пересадки с одного отрезка древесины по этому методу можно получить до 1,5 *кг* грибов. В закрытых помещениях плодоношение протекает равномернее и быстрее. Таким образом, этот гриб можно разводить индустриальным методом.

Древесина бука, пронизанная грибницей, остающаяся после окончания плодоношения,— м и к о д р е в е с и н а — служит для различных поделок: карандашей, сувениров. Ее свойства при этом меняются. Такая древесина без нарушения структуры и состава становится в 3 раза легче и приобретает способность очень легко пропитываться растворами различных веществ. При пропитке микодревесины раствором омыленного парафина получается материал, легко поддающийся обработке. Такая древеси-

на заменяет древесину ливанского кедра, идущую на изготовление линеек, лекал и т. д. Непропитанная микодревесина идет на изготовление форм при выдувке стеклянных изделий. Срок службы таких форм в 15 раз дольше срока службы обычных форм, изготовленных из древесины груши.

Разработана схема наиболее рациональной организации производства этого гриба. Метод промышленного выращивания летнего опенка запатентован в ГДР. В настоящее время его выращивание осуществлено в значительных масштабах в ГДР, Чехословакии, Венгрии. Культура летнего опенка могла бы заинтересовать и лесное хозяйство с точки зрения возможности искусственного заражения пней на лесосеках. В результате этого, наряду с получением урожая грибов, будет происходить и постепенное биологическое разрушение пней.

Род Фолиота (Pholiota)

Грибы рода фолиота называют также чешуйчатками, так как у многих из них на шляпке заметны многочисленные чешуйки. Такова *чешуйчатка обыкновенная* (Pholiota squarrosa, табл. 44), широко распространенная большими группами на отмерших и реже на живых стволах лиственных и хвойных древесных пород. Род объединяет около 30 видов. Ареал большинства из них четко ограничен умеренными зонами. Лишь некоторые виды достигают тропиков и субтропиков, где род представлен бедно. По способу питания чешуйчатки — преимущественно сапрофиты или полупаразиты на древесине. Основное их местообитание — стволы мертвых или живых деревьев, валежник, хвойный или листовой опад, реже почва в лесу, места старых костров. Очень характерно их расположение вокруг основания стволов живых деревьев. Вне леса среди травы они встречаются редко. Для некоторых грибов характерно обитание в глубоком мху или на торфяных болотах (P. sphaleromorpha).

Шляпка чешуйчаток обычно правильная, мясистая, чаще чешуйчатая и редко гладкая. Она клейкая или сухая, но никогда не изменяется от изменения влажности, т. е. негигрофанная, как у рода кюнеромицес. Общее покрывало или отсутствует, или исчезает на ранних стадиях развития плодового тела. Частное покрывало, наоборот, сохраняется во всех стадиях развития гриба. Оно перепончатое и, если исчезает со временем, оставляет на ножке хорошо заметные следы. Преобладающая окраска плодовых тел желто-бурая или ржаво-бурая. Ярко окрашенные виды встречаются редко. Пластинки нисходящие по ножке или приросшие к ней зубцом. Их окраска меняется в зависимости от возраста от светло-желтоватой до темно-бурой или ржаво-коричневой. Ножка обычно центральная.

Многие грибы этого рода имеют практическое значение активных разрушителей древесины или паразитов на живых, чаще ослабленных деревьях (P. destruens, P. aurivella, P. squarroso-adiposa). Эти грибы губят и разрушают деревья в лесах и культурных насаждениях (садах, парках). В спиленных стволах деревьев, пораженных грибницей чешуйчатки, процесс разрушения древесины продолжается очень активно. Попадание такой древесины в деревянные конструкции значительно ускоряет процесс их изнашивания.

Род фолиота богат хорошими съедобными грибами. К их числу относят P. aurivella и P. adiposa, встречающиеся наиболее часто. Среди фолиот бывают грибы с неприятным запахом и вкусом, но ядовитых видов среди них не отмечено, так что практически съедобны почти все эти грибы, но в большинстве своем их не собирают, относя, таким образом, к числу малоизвестных съедобных грибов. Один вид — P. nameko — имеет товарное значение в Японии, где этот гриб культивируют на древесине.

Чешуйчатка обыкновенная (P. squarrosa) — один из обычных видов этого рода — растет всюду на отмерших и живых стволах лиственных, реже хвойных пород большими группами. Имеет редечный запах и вкус. В некоторых местностях его употребляют в пищу. В ряде руководств этот гриб отмечен как несъедобный.

Шляпка мясистая округло-колокольчатая, позже полураспростертая, крупная (диаметром 6—10 *см*). Окраска шафранно-ржаво-желтая или желто-буро-охряная. Шляпка и ножка густо покрыты более темными, угловатыми, заостренными, отстающими от поверхности чешуйками. Мякоть желтоватая. Пластинки частые, приросшие или немного нисходящие. Сначала они зеленовато-коричневые, в зрелости — темно-коричневые. Ножка цилиндрическая, к основанию суженная, плотная, одноцветная со шляпкой. Кольцо на ножке хлопьевидное, тоже с концентрическими чешуйками.

На местах костров повсеместно встречается *чешуйчатка*, или *огневка*, *углелюбивая* (P. carbonaria). Шляпка округло-выпуклая, диаметром 4—10 *см*, красно- или желто-бурая, светло-коричневая, сначала слизистая, потом гладкая. Край шляпки в зрелом состоянии изогнутый, волокнисто-хлопьевидный, обычно более светлый. Мякоть желтоватая. Пластинки приросшие к ножке. Ножка вверху желто-бурая, при основании более темная, почти черная. Кольцо на ножке сохраняется как небольшой коричневатый поясок. Растет гриб обычно группами. Несъедобен.

На древесине хвойных пород (в основном на сухих пнях) с июля по сентябрь растет *чешуйчатка огненная* (P. flammans), получившая название за яркую красно-желтую или красновато-буроватую окраску шляпки. Форма шляпки плоско-выпуклая. На вершине небольшой бугорок. Поверхность шляпки густо покрыта концентрически расположенными, серно-желтыми, угловатыми, сильно отстающими чешуйками. Мякоть желтоватая. Пластинки приросшие, частые, серно-желтые, позже ржавые. Ножка и кольцо желтые. Ножка, так же как и шляпка, густо покрыта чешуйками. О съедобности гриба сведений нет.

Наиболее известным съедобным грибом среди чешуйчаток является *чешуйчатка золотистая* (P. aurivella, табл. 43). Растет она большими группами на стволах лиственных пород деревьев или около них в августе — сентябре. Шляпка гриба ширококолокольчатая, с возрастом плоско-округлая, плотная. Окраска шляпки грязно-золотистая или ржаво-желтая, с разбросанными по всей ее поверхности красноватыми крупными хлопьевидными чешуйками. Шляпки диаметром 5—18 *см*. Пластинки широкие, приросшие зубцом к ножке, сначала светло-соломенно-желтые, а затем по мере созревания становятся оливково-коричнево-бурые. Мякоть беловато-желтоватая. Ножка плотная, желтовато-бурая, с коричнево-ржавыми чешуйками и с волокнистым кольцом вверху, исчезающим к зрелости.

Употребляется этот гриб в свежем, маринованном и соленом виде. На Дальнем Востоке — в Приморье — этот гриб называют «ивняк». Там он растет преимущественно на стволах ив и тополей, реже на кленах, липах, яблоне, груше, на пнях лиственницы. Там и появляется он раньше: весной и в начале лета, когда еще нет других грибов, чем и объясняется более широкое его употребление в пищу в этом районе.

Другой съедобный вид — *чешуйчатка толстая* (P. adiposa) — растет на сухих стволах различных лиственных пород (ясеня, вяза, березы) осенью. Шляпка золотисто-желтая, клейкая, при высыхании блестящая, с редкими концентрическими ржавыми чешуйками. Форма — округло-выпуклая. Шляпка плотная, толстая. Мякоть бледно-желтая. Пластинки, приросшие к ножке зубцом, сначала серно-желтые, потом коричнево-ржавые. Ножка светло-желтая, сначала с ржавыми чешуйками, которые затем опадают, и ножка становится гладкой. Кольцо на ножке волокнистое, быстро исчезающее.

К активным разрушителям древесины относится *чешуйчатка разрушающая* (P. destruens). Ее активное воздействие на субстрат (древесину) хорошо отражено в ее названии. Это очень красивый гриб, растущий на засыхающих лиственных породах. Встречается он с конца лета до ноября. Запах у него неприятный. Вкус сначала горьковатый, потом, к моменту созревания, сладкий. О съедобности его достоверно ничего не известно.

Шляпка мясистая, крупная, диаметром 5—20 *см*, желтовато-беловатая или светло-бурая, с широкими белыми волокнистыми чешуйками, впоследствии исчезающими. Край шляпки волокнистый, извилистый. Ножка крупная, длиной 5—15 *см* и толщиной 2—3 *см*, иногда эксцентричная, утонченная к вершине и вздутая к основанию. Она одноцветная со шляпкой и также сначала покрыта крупными хлопьевидными белыми чешуйками. Кольцо на ножке белое, хлопьевидное, исчезающее. Пластинки сначала белые, потом темно-коричневые, приросшие к ножке или слабонисходящие по ней.

Другой активный разрушитель древесины — *фолиота чешуйчато-толстая* (P. squarroso-adiposa). Шляпка плоско-выпуклая, мясистая, своеобразной ржаво-медно-зеленой окраски, с красновато-коричневыми чешуйками, диаметром 2—6 *см*, сухая. Пластинки широкие, ржавые, приросшие к ножке. Ножка ровная, беловатая, с кольцом. Растет на стволах и пнях лиственных пород.

СЕМЕЙСТВО ПАУТИННИКОВЫЕ (CORTINARIACEAE)

Название семейству паутинниковых дано французским ученым Роже, исходя из специфического построения частного покрывала, состоящего из паутинистых волокон, которые соединяют край шляпки с ножкой (рис. 192). Растут представители этого семейства в основном в лесах на почве, иногда на древесине. Паутинниковые очень широко распространены. Они встречаются в самых разнообразных местообитаниях, начиная с арктических пустынь до девственных густых лесов. В арктическом поясе и в высокогорных альпийских лугах встречаются некоторые виды родов *паутинник* (Cortinarius) и *волоконница* (Inocybe). Например, на альпийских лугах Кавказа нередки *альпийский паутинник* (Cortinarius alpinus) и *волоконница кавказская* (Inocybe caucasica). *Паутинник арктический* (Cortinarius arcticus) и *паутинник чернеющий* (C. nigricans) были обнаружены близ самой границы ледника на Новой Земле.

Большинство представителей паутинниковых — микоризообразователи, связанные своими жизненными процессами с определенными древесными породами.

Примером микоризообразователей в дубовых насаждениях могут служить следующие виды: Cortinarius hinnuleus, C. alboviolaceus, C. infractus. Интересно отметить, что такие виды,

как Hebeloma crustuliniforme, H. longicaudum, Inocybe fastigiata, обычно растущие в лесной зоне на подстилке на полянах, просеках, в рединах, нередки также в степи в дубовых полезащитных насаждениях.

В среднеазиатских горных лесах на тяньшаньской ели встречается *паутинник широкий* (C. largus). Для еловых лесов характерен также *паутинник вонючий* (C. traganus, рис. 193).

Кроме микоризообразователей, среди паутинниковых имеются представители других экологических групп, а именно подстилочные сапрофиты, которые живут на лесной подстилке в разнообразных лесах. Примером последних могут служить волоконница Inocybe obscura, растущая в лесах, преимущественно хвойных; Naucoria subvelutina и др. На почве (гумусовые сапрофиты) живет большинство видов рода волоконниц, а также некоторые представители рода гебелома.

На валежнике, сучьях, пнях живут ксилофилы — грибы из родов с мелкими плодовыми телами, например — *галерина* (Galerina).

Представители паутинниковых имеют разную сезонную приуроченность. В летне-осенних слоях уже можно встретить волоконницы, а паутинники обильно плодоносят осенью.

Семейство паутинниковых по видовому составу очень большое. В СССР известно свыше 400 видов. В него входят грибы, имеющие различные по строению плодовые тела, от тонкомясистых и мелких до крупных и толстомясистых, ярко окрашенных. Характерными особенностями семейства являются следующие: шляпка правильная, сухая, впитывающая воду, слизистая, гладкая, волокнистая, чешуйчатая, растрескивающаяся, чаще интенсивно окрашенная, редко белая. от мясистой до пленчатой; верхний покров шляпки состоит из гиф, редко клеточный; пластинки приросшие, иногда нисходящие, частное покрывало в виде кольца, кортины, иногда слизистое, пленчатое; ножка центральная, тонкая или толстомясистая, ровная, к основанию утолщающаяся, клубневидная.

Главнейшие роды — *паутинник*, *гебелома*, *волоконница* и *галерина*.

Практическое значение семейства паутинниковых сводится в основном к тому, что его представители являются компонентами различных ф и т о ц е н о з о в (растительных сообществ). Кроме того, многие представители в этом семействе — микоризообразователи. Следовательно, в жизни леса и в общем круговороте веществ в природе эти грибы играют немалую роль. Некоторые из них, например гебелома Hebeloma crustuliniforme, образуют «ведьмины кольца», или «ведьмины круги».

Среди паутинниковых есть смертельно ядовитые грибы. Однако встречаются и полезные,

Рис. 192. Паутинистое покрывало (кортина) плодового тела паутинника Cortinarius varius.

съедобные. Последние большого практического значения не имеют и малочисленны.

Характерной особенностью грибов из этого рода является различная окраска молодых и зрелых экземпляров, наличие у многих видов лилового, быстро исчезающего пигмента. Род паутинник подразделяется на подроды. Подрод *миксациум* (Myxsacium) характеризуется слизистым общим покрывалом, обусловливающим слизистость шляпки и ножки; подрод *флегмациум* (Phlegmacium) — слизистой шляпкой. У грибов подродов *гидроцибе* (Hydrocybe) и *теламония* (Telamonia) шляпка гигрофанная. У грибов подродов *дермоцибе* (Dermocybe) и *иноломa* (Inoloma) шляпка сухая, чешуйчатая, волокнистая. Некоторые авторы рассматривают указанные подроды как самостоятельные роды.

Один из интересных видов — *паутинник кровавый* (Cortinarius sanguineus). Он распространен в Советском Союзе в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Растет преимущественно в хвойных лесах. Плодовое тело очень заметное, кровяно-красной окраски.

Шляпка гриба диаметром 3—5 *см*, выпуклая, позже распростертая и в центре с бугорком. На поверхности имеются чешуйки. Пластинки приросшие, широкие, частые, соединены между собой прожилками, кровяно-красные, позже выцветающие до ржаво-бурых. Ножка, как и весь гриб, кровяно-красная, длиной 5—10 *см*, толщиной 0,5 *см*, цилиндрическая, внизу с ярко-желтым мицелием. Мякоть плодового тела кровяно-красная. Запах редечный.

Желтый приболотник (Cortinarius triumfans) является съедобным грибом, растет в смешанных лесах европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке.

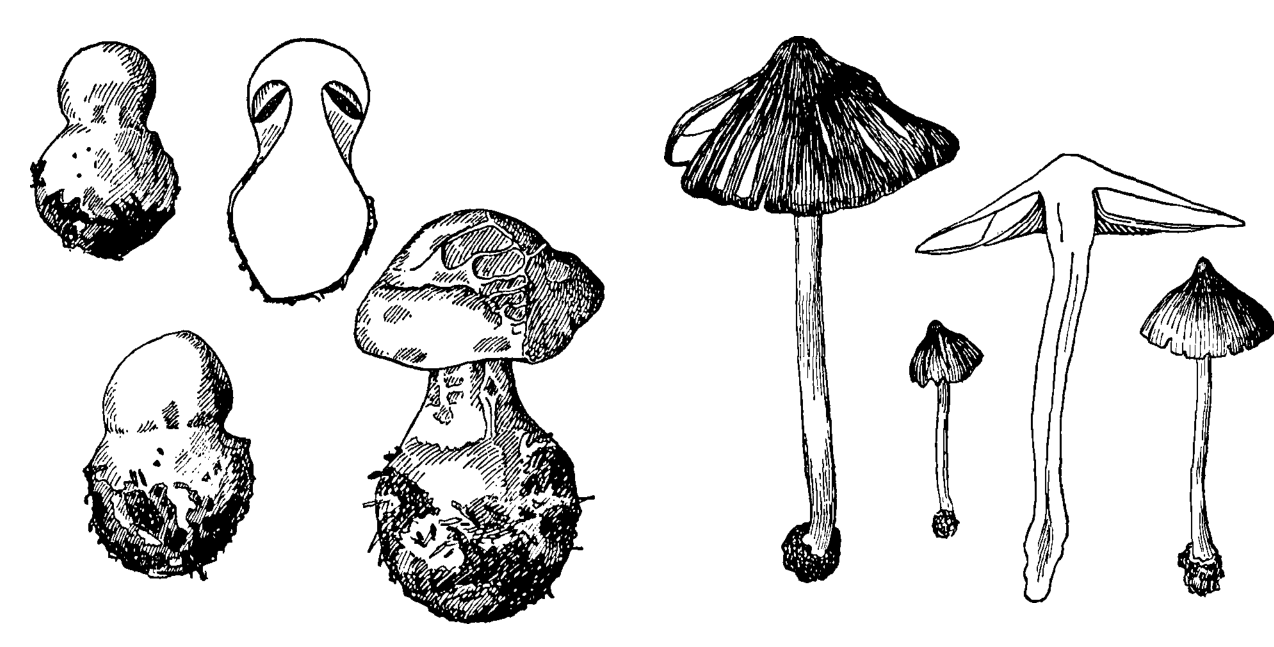


Рис. 193. Стадии развития плодового тела паутинника вонючего (Cortinarius traganus).

Рис. 194. Стадии развития плодового тела волоконницы Жюрана (Inocybe jurana).

Шляпка гриба подушковидная, в центре мелкочешуйчатая, по краю блестящая, охряно-бурая. Пластинки широкие, частые, с зубчатым краем, вначале белые, позже серовато-синеватые. Ножка желтоватая, длиной 10—18 *см* и толщиной 1,5—3 *см*, цилиндрическая, к основанию утолщающаяся, с концентрически расположенными чешуйками, образующими несколько поясков, желтоватая. Мякоть плодового тела белая.

Паутинник съедобный, или *толстушка* (C. esculentus), распространен в европейской части Советского Союза, особенно в лесах Белоруссии. Поселяется он в хвойных лесах, имеет сладкий вкус и приятный грибной запах.

Шляпка мясистая, плотная, с тонким, завернутым внутрь краем. Позже она становится плоско-выпуклой, даже вдавленной. Поверхность шляпки гладкая, влажная, водянистая, беловато-сероватого цвета, диаметром 5—8 *см*. Пластинки широкие, частые, приросшие к ножке, глинистого цвета. Ножка ровная, плотная, беловато-буроватая, в середине с остатками паутинистой кортины, позже исчезающими, длиной 2—3 *см* и толщиной 1,5—2 *см*.

Паутинник съедобный употребляется в пищу в жареном виде или в соленом.

Следующий крупный род паутинниковых грибов — *волоконница* (Inocybe, рис. 194).

Волоконницы чаще имеют специфичный, неприятный или фруктовый запах. Мякоть плодового тела белая или окрашенная. Вкус иногда горький. Растут они на почве, в лесах, некоторые представители — микоризообразователи. Встречаются смертельно ядовитые грибы. Признаки отравления проявляются через 1,5—2 *ч*; при этом отмечают сильное слюнотечение, потоотделение, озноб, судороги, ослабление зрения. В тяжелых случаях из-за падения сердечной деятельности может наступить смерть или продолжительное бессознательное состояние. Часто наблюдается нарушение дыхания. Выздоровление или смерть наступает на второй день.

Волоконница равновершинная (Inocybe fastigiata) широко распространена в пределах СССР: она встречается в Арктике, европейской части, в Средней Азии, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. Растет в лесах, парках, в травянистых местах.

Шляпка гриба мясистая, коническая, позже распростертая, с острым бугорком, шелковисто-блестящая, радиально растрескивающаяся, соломенно-желтая, золотисто-желтая, песочная, охристая, буроватая, в центре более интенсивно окрашенная, иногда с чешуйками. Пластинки почти свободные, оливково-желтые, бурые, с белым краем. Ножка ровная, одноцветная со шляпкой или немного светлее, вверху мучнистая, к основанию хлопьевидно-чешуйчатая. Мякоть плодового тела белая, запах острый, неприятный.

Волоконница Патуйяра (Inocybe patouillardii) растет в европейской части СССР и на Кавказе. Этот гриб интересен тем, что он приурочен к нейтральным и слабощелочным почвам. Это свойство настолько постоянно, что его можно использовать в качестве индикатора состояния почвы. Волоконница Патуйяра ядо-

вита. Растет в лесах, имеет ярко окрашенное плодовое тело.

Шляпка колокольчатая, позже распростертая, с бугорком, часто эксцентрическая, волокнистая, слабоблестящая, красноватая, диаметром 3—8 *см*. Пластинки приросшие, широкие, розовые, позже ржаво-коричневые, с красноватыми пятнами. Ножка ровная или к основанию клубневидно-вздутая, одноцветная со шляпкой, но светлее, длиной 10 *см* и толщиной 1—1,5 *см*.

В семейство паутинниковых входит также род *гебелома* (Hebeloma). Для этих грибов характерна бахромчатость края шляпки молодых плодовых тел. Плодовые тела часто имеют запах редьки. Растут грибы из рода гебелома преимущественно в лесах, а также в парках.

Ядовитый гриб *гебелома недоступная* (Hebeloma fastibile) широко распространен во всех флористических областях СССР: в Арктике, европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка плодового тела диаметром 4—8 *см*, распростертая, в центре вдавленная, слизистая, с пушистым волокнистым краем, рыжеватая, позже беловатая. Пластинки широкие, редкие, с белым краем. Ножка к основанию утолщающаяся, часто перекрученная, фиброзная, вверху с белыми чешуйками, длиной 6—10 *см* и толщиной 1,5—2 *см*. Кольца слабо заметные, хлопьевидные. Мякоть плодового тела белая, вкус горький, с запахом редьки. Растет этот гриб в разнообразных лесах.

Гебелома корочковидная (Hebeloma crustuliniforme) широко распространена в пределах СССР: от Арктики до самой южной границы Кавказа и Средней Азии, часто встречается также в европейской части и на Дальнем Востоке.

Шляпка этого гриба выпуклая, позже распростертая, слизистая, глинистая, бледная, диаметром 3—8 *см*. Пластинки приросшие, узкие, с неровным краем, частые, слезящиеся, грязно-бурые. Ножка ровная или к основанию слабоутолщающаяся, беловатая, вверху мучнисто-отрубистая, к основанию волокнистая, длиной 4—7 *см*, толщиной 2—2,5 *см*. Мякоть плодового тела водянистая, белая. Вкус горький, с запахом редьки. Гебелома корочковидная — ядовитый гриб, растет группами в лесах и парках.

Следующий небольшой род семейства паутинниковых — *розитес* (Rhozites), который внешне напоминает чешуйчатку (род Pholiota) и шампиньон (род Agaricus). От чешуйчатки отличается наличием общего покрывала.

Кольчатый колпак или белый приболотник (Rhozites caperata) — единственный представитель рода. В Советском Союзе распространен почти повсюду. Растет в конце лета, осенью в лесах, часто большими группами. Общее распространение известно в Европе, Азии и Америке.

Кольчатый колпак имеет выпуклую шляпку с широким бугорком. Шляпка радиально-морщинистая, охряно-бурая, диаметром 9—10 *см*. Пластинки приросшие, широкие, поперечно-морщинистые, охряно-бурые. Ножка под кольцом волокнистая, желтоватая, длиной 8—10 *см* и толщиной 2—2,5 *см*. Кольцо пленчатое, вначале белое, позже желтоватое. Мякоть белая, желтоватая. Запах и вкус приятные. Кольчатый колпак относится к первосортным съедобным грибам. Употребляется в пищу в жареном или вареном виде, а также в виде маринада и соления.

Род *галерина* (Galerina) очень близок по внешним признакам к родам *тубария* (Tubaria), *феомарасмиус* (Phaeomarasmius), *наукория* (Naucoria), *альникола* (Alnicola), но отличается более развитым покрывалом, нисходящими пластинками и некоторыми морфологическими особенностями спор. Кроме того, у молодого плодового тела Tubaria край шляпки завернут внутрь.

Галерина окаймленная (Galerina marginata) — маленький гриб, растет на валежнике, участвуя в его разложении. Встречается в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка гриба диаметром до 1 *см*, коническая, коричнево-охристая, в центральной части с гигрофанным бугорком и просвечивающе-полосатым краем. Пластинки приросшие, частые, узкие, ржаво-бурые. Ножка длиной 3—9 *см* и толщиной до 1 *см*, цилиндрическая, охряная. Кольцо пленчатое, быстро исчезающее. Мякоть гриба палевая. Гриб имеет запах.

Галерина звездообразная (G. sideroides) растет на пнях, опавших ветвях. Распространен гриб в европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Шляпка диаметром 2—3 *см*, колокольчатая, с бугорком, влажная, слабоклейкая, водянистая, по краю слабополосатая, ржаво-коричневатая. Пластинки слабо нисходящие или приросшие, узкие, частые, ржаво-бурые. Ножка длиной 4 *см*, ровная, вверху мучнистая, светло-желтая, желтовато-бурая. Мякоть палевая.

СЕМЕЙСТВО КРЕПИДОТОВЫЕ (CREPIDOTACEAE)

Это сравнительно небольшое семейство в основном представлено грибами с мелкими плодовыми телами. Растут они на древесном субстрате и редко на почве. В первом случае они встречаются на ветвях и стволах лиственных пород, на валежных сучках, замшелых пнях и прошлогодних листьях. На почве растут во влажных, тенистых местах. Плодовые тела

очень мелкие, дряблые. Съедобные качества этих грибов мало известны, хотя среди них есть и съедобные, например *крепидотус мягкий* (Crepidotus mollis).

Плодовые тела ксилофильных видов растут на древесине, где часто располагаются черепитчато, большими группами.

Плодовые тела крепидотовых грибов обычно мелкие. Шляпки имеют различную форму. Ножка боковая, эксцентрическая или центральная. В последнем случае на ножке наблюдаются остатки покрывала в виде хлопьев.

Род *крепидотус* (Crepidotus) объединяет грибы, все виды которых — ксилофилы.

На ветвях и стволах лиственных пород, на валежной древесине встречается *крепидотус красивочешуйчатый* (C. calolepis).

Шляпка этого гриба диаметром до 2 *см*, почковидная, кутикула желатинозная, покрыта многочисленными мелкими чешуйками, желтовато-буроватая, в сухом состоянии трещиноватая и ломкая. Пластинки палевые, позже охристые. Ножка еле заметная, очень короткая. Особенно часто этот гриб можно встретить в европейской части СССР и на Кавказе.

Крепидотус мягкий (C. mollis) — съедобный гриб. Он растет на опавших ветвях деревьев в европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке.

Шляпка этого гриба крупнее, чем у грибов предыдущих видов, диаметром 3—8 *см*, почковидная, с желатинозным слоем, по краю волнистая, палевая, иногда почти белая, сидячая или с очень короткой ножкой. Пластинки лучеобразно расходящиеся, узкие, разветвленные, желтоватые, грязно-палевые, светло-коричневые.

К семейству крепидотовых относится также род *тубария* (Tubaria). Родовое название, происходящее от слова «труба», характеризует полую ножку. Растут эти грибы на почве и древесных остатках.

Тубария мелкая (Tubaria minutalis) имеет мелкие плодовые тела. Растет она на почве во влажных, тенистых местах. Встречается на Кавказе.

Шляпка диаметром до 1 *см*, выпуклораспростертая, просвечивающе-полосатая, цвета корицы. Пластинки коротконисбегающие, одноцветные со шляпкой. Ножка длиной 1—2,5 *см* и толщиной 0,5—1 *см*, вверху она окрашена как шляпка, в основании белая. Мякоть имеет цвет корицы.

Тубария прозрачная (T. pellucida) растет на валежнике. Встречается в европейской части СССР, на Кавказе, Дальнем Востоке.

Шляпка диаметром до 1,5 *см*, коническая, с бугорком, гигрофанная, до половины ребристо-полосатая, ржаво-коричневая, в сухом состоянии бледно-охряная. Пластинки треугольные, цвета шляпки. Ножка длиной до 3 *см*, очень тонкая, вверху мучнистая, шелковистая, блестящая, ржаво-коричневая.

Тубария треугольная (T. triganophylla) — маленький гриб, растущий на почве. Нередко встречается на Кавказе.

Шляпка диаметром до 1 *см*, распростертая, просвечивающаяся, ребристая, охряная или с охристым оттенком, полоски интенсивно окрашены. Пластинки нисходящие или широкоприросшие. Ножка тонкая, белая.

СЕМЕЙСТВО СЫРОЕЖКОВЫЕ (RUSSULACEAE)

Грибы семейства сыроежковых имеют хорошо образованные плодовые тела, состоящие из шляпки и обычно центральной ножки. Мякоть их очень хрупкая, состоящая из тонких и толстых гиф.

К семейству принадлежат два крупных рода шляпочных грибов: *млечник* (Lactarius) и *сыроежка*, а также *подгруздок* (Russula).

У млечников в мякоти плодовых тел имеются толстостенные гифы с млечным соком различного цвета. Например, у *рыжика* (Lactarius deliciosus) этот сок оранжево-желтый, у *черного груздя* (L. necator) и у *горькушки* (L. rufus) — белый.

К роду млечник относят около 80 видов. Из них в СССР описано около 40 видов.

В роде сыроежка описано около 150 видов, из них в СССР — около 60 видов.

Сыроежки встречаются часто, однако неопытному человеку трудно ориентироваться в разнообразии и полиморфности видов этих грибов. Многие виды, кроме того, распространены не повсеместно.

Сыроежки отличаются от млечников отсутствием млечных сосудов и млечного сока. Большинство грибов этого семейства — микоризообразователи.

На грибах семейства сыроежковых изредка паразитируют шляпочные грибы рода *астерофора* (Asterophora): *астерофора дождевиковидная* (Asterophora lycoperdoides) — особенно на Russula adusta, а также на Lactarius vellereus; *астерофора паразитическая* (Asterophora parasitica) — на Russula nigricans, R. adusta, R. delica, изредка встречающихся в Прибалтике, средней полосе европейской части СССР и в других местах.

Эти грибы, шляпки которых диаметром 1,5—2,5 *см*, развиваются на плодовых телах грибов упомянутых видов.

Род Млечник (Lactarius)

Этот род объединяет грибы с мясистыми и хрупкими плодовыми телами. При надламыва-

нии их выделяется млечный сок различного цвета. Иногда при соприкосновении с воздухом цвет млечного сока меняется, что является систематическим признаком. От этого и происходит родовое латинское название «млечник». Шляпка гомогенная, с ножкой и не отделяется от нее. В начале развития шляпка плоско-округлая, потом обычно воронковидная с завернутым или прямым краем. Шляпка и край могут быть окрашенными. Ножка обычно центральная, реже эксцентрическая, нередко полая. Пластинки обычно приросшие, нисходящие.

Млечники растут только в лесу или по опушкам леса и на лугах, где имеются еще корни различных деревьев. Таким образом, млечники встречаются и в парках, а также около отдельно растущих деревьев. Например, с березой и сосной связаны груздь черный и волнушка розовая, с сосной — рыжик и серушка, с березой — млечник вялый, с елью — груздь синеющий. Иногда млечники образуют «ведьмины круги».

Некоторые млечники применяют в медицине. Есть сведения о применении в медицине *рыжика* (Lactarius deliciosus) и *горькушки* (L. rufus). По данным А. Н. Шивриной (1965), из рыжика и близкого к нему L. sanguifluus с красным млечным соком выделен антибиотик лактариовиолин, который уменьшает окисление жиров.

В народной медицине Литовской ССР в качестве лечебного средства используют *груздь перечный* (L. piperatus).

Млечник распространен в европейской части СССР, в Якутии, на Дальнем Востоке, в Средней Азии. Кроме нашей страны, млечник встречается в Северной Америке, Восточной Азии.

Рыжик (L. deliciosus) хорошо отличается от других грибов. Его шляпка округло-выпуклая, потом широковоронковидная, диаметром 3—11 *см*, сначала с немного загнутым, позже с прямым краем. Кожица гладкая, влажная, клейкая, с концентрическими более темными зонами. Мякоть оранжевая, потом зеленеющая. Млечный сок оранжево-желтый, сладкий, немного острый, с запахом смолы, на воздухе зеленеет. Пластинки желто-оранжевые, при надавливании зеленеют, приросшие, выемчатые или слабонисходящие, частые, узкие, иногда разветвленные. Ножка высотой 2—8 *см*, цилиндрическая, полая, ломкая, одноцветная со шляпкой (табл. 45).

Рыжик — съедобный гриб первой категории. Используется свежий, соленый, маринованный.

Серушка (L. flexuosus) имеет шляпку сначала выпуклую, потом воронковидную, диаметром 5—15 *см*, серовато-свинцовую, серовато-фиолетовую, с нежной, темной зональностью. Шляпка влажная, клейкая или сухая, блестящая, тонко волосистая. Край ее загнутый, более светлый, слабопушистый. Мякоть плотная, белая. Млечный сок белый, очень едкий, при соприкосновении с воздухом не меняет цвета. При ранении гриба сок образует незатвердевающие капельки.

Гриб съедобен и относится к 3-й категории. Его используют в соленом виде. Встречается в смешанных, а также в березовых и осиновых лесах, одиночно или небольшими группами.

Груздь черный (L. necator) отличается следующими признаками. Шляпка его крепкая, выпуклая, потом широковоронковидная, с завернутым волосистым краем диаметром 5—30 *см*, зеленовато- или темно-бурая, черная, со слабозаметными зонами. Мякоть ломкая, беловатая, при соприкосновении с воздухом темнеет. Млечный сок белый, едкий. Во влажную погоду на шляпке гриба скапливаются капли жидкости.

Гриб съедобен, его относят к 3-й категории, используют для соления. При солке шляпка приобретает винно-красный цвет.

Встречается главным образом в березовых и смешанных лесах, на супесчаных и суглинистых почвах. Довольно часто целыми гнездами. Гриб находят с июля по октябрь.

У *груздя перечного* (L. piperatus) шляпка вначале округло-выпуклая, с завернутым краем, потом широковоронковидная, с прямым краем, чисто-белая, потом с желтоватым оттенком, диаметром 5—20 *см*, сухая, гладкая, голая. При надавливании и повреждении синевато-зеленая или серовато-зеленоватая. Мякоть белая, потом слабо-желтоватая, даже светло-серовато-зеленая. Млечный сок белый, при соприкосновении с воздухом зеленеет, очень едкий.

Гриб съедобен, но относят его к 4-й категории, употребляют в соленом виде.

Встречается груздь в лиственных, преимущественно дубовых лесах.

Белянка (L. pubescens) — гриб, очень сходный с волнушкой розовой, но отличается от нее шляпкой, диаметром не превышающей 7 *см*, отсутствием зональности и белым или кремовым цветом.

Вначале шляпка белянки выпуклая, потом плоская, в центре вдавленная, белая, позже немного розоватая, шерстисто-пушистая, в центре семгово-охристая. Мякоть белая, с розоватым оттенком под кутикулой. Млечный сок белый, соприкасаясь с воздухом окраски не меняет, очень едкий. Пластинки белые, слаборозоватые.

Гриб съедобен, его относят ко 2-й категории, используют в соленом виде.

Встречается белянка в различных лесах, главным образом в молодняке березовых лесов и на опушках. Сравнительно редко и не обильно попадается в августе и сентябре.

Груздь настоящий (Lactarius resimus) — известнейший гриб в русской кулинарии. Его шляпка мясистая, плотная, сначала плоская, вдавленная в центре, с завернутым лохматым краем, воронковидная, диаметром 7—10 *см*; кожица слегка слизистая, молочно-белая, цвета слоновой кости или желтоватая, со слабыми зонами или без них, иногда с буроватыми пятнами. Мякоть белая, крепкая и ломкая. Млечный сок белый, на воздухе желтеющий, едкий, с приятным «груздевым» запахом. Пластинки белые, потом желтоватые. Ножка белая, полая, иногда с желтоватыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 1-й категории. Применяют его только для соления. После соления гриб приобретает голубоватый оттенок.

Груздь настоящий встречается в березовых и сосново-березовых лесах с липовым подлеском довольно большими группами («стаями»), с июля по сентябрь. Обязательный микоризный с березой гриб.

Горькушка (L. rufus) имеет шляпку плосковыпуклую, потом воронковидную, почти всегда с коническим бугорком в центре, диаметром 3—11 *см*. Она сухая, шелковистая, красно-коричневая. Мякоть гриба сначала белая, потом красно-коричневая, плотная, без особого запаха. Млечный сок белый или бесцветный, очень едкий. Пластинки сначала бледно-красновато-желтоватые, потом красно-буроватые, часто с беловатым налетом спор. Ножка светло-красновато-коричневая, у основания с беловатым войлоком грибницы.

Гриб съедобен. Его относят к 4-й категории. Используют горькушку только для соления. При этом следует применять горячий способ соления, иначе не исчезает едкий вкус гриба.

Встречается горькушка очень часто и обильно главным образом в северной половине лесной зоны, в сосновых влажных лесах.

Ее находят одиночно и группами (с июня по октябрь).

У *груздя желтого* (L. scrobiculatus, табл. 37) шляпка округло-выпуклая, потом распростертая, в центре воронковидно-вдавленная, с завернутым краем, диаметром 7—10 *см*, золотисто-желтая, войлочно-шерстистая с более или менее выраженными концентрическими зонами, слизистая, липкая. Мякоть гриба белая, при соприкосновении желтеющая. Млечный сок белый, на воздухе быстро становящийся серно-желтым, с острым, горьким вкусом. Пластинки белые или с розоватым оттенком, нисходящие. Ножка короткая, толстая, желтая, с неправильно округлыми или чаще продолговатыми буроватыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 1-й категории.

Растет он в хвойных (главным образом еловых), реже в лиственных (березовых) лесах на глинистой почве. На Дальнем Востоке поселяется в пихтово-еловых лесах.

Волнушка розовая, или *волжанка* (L. torminosus), отличается тем, что ее шляпка у молодых грибов выпуклая, потом широковоронковидная, с завернутым пушистым краем, диаметром 4—13 *см*, розовато-красная, с ясно выраженными концентрическими зонами, шерстисто-волокнистая. Мякоть палевая, под кожицей розоватая. Млечный сок острый, белый, на воздухе цвет не меняет. Пластинки желтовато-розоватые, тонкие. Ножка полая, одноцветная со шляпкой, вначале пушистая, потом голая (табл. 45).

Гриб съедобный, принадлежащий ко 2-й категории. Его используют соленым.

Встречается гриб часто и обильно в смешанных лесах, по сыроватым лесам, иногда целыми гнездами. Он образует микоризу с березой. Его находят с июля по октябрь.

Скрипица (L. vellereus). Шляпка скрипицы сначала плоско-выпуклая, в центре вдавленная, с завернутым краем, потом воронковидная, сухая, окутанная или почти голая, белая, позже немного охристая, диаметром 10—25 *см*. Мякоть белая, при соприкосновении с воздухом желтеющая. Млечный сок белый, очень едкий, горьковатый. Пластинки белые, потом охряные, 4—7 *мм* шириной, нисходящие, иногда разветвленные. Ножка 2—10 *см* длиной, плотная.

Гриб съедобен и отнесен к 4-й категории. Используют его соленым горячим способом.

Встречается скрипица в лиственных и хвойных лесах. Сравнительно редко, но иногда обильно, ибо растет целыми группами с июля по сентябрь.

Род Сыроежка (Russula)

Сыроежки часто встречаются в наших лесах. Эти грибы имеют крупные или средней величины плодовые тела; шляпки их различных окрасок, что зависит от пигментации кожицы. Сыроежки являются очень разнообразными и представляют собой очень трудный род в отношении определения и ограничения видов. Различия между видами иногда очень мелкие, что затрудняет определение этих грибов. Точное определение можно осуществлять при помощи микроскопических признаков, а также химических реакций. При определении необходимо иметь экземпляры одного и того же вида в различных стадиях развития.

Появляются эти грибы в июле, но особенно их много бывает в августе и сентябре. Сыроежки встречаются в самых разнообразных типах леса и все являются микоризообразователями

с деревьями наших лесов. Большинство сыроежек — съедобные грибы, в основном 3-й и 4-й категорий (по Б. П. Васильков у). Хозяйственное значение сыроежек снижается из-за ломкости плодовых тел. Немногие из них ядовитые, несъедобные или без практического значения. Иногда грибники некоторые сыроежки едят в свежем виде с солью. Для того чтобы сыроежки при засоле крошились меньше, надо их предварительно ошпарить кипятком и засолить горячим способом.

Грибы некоторых видов грибники не используют из-за едкого вкуса. Едкий вкус исчезает при посоле.

Сыроежки составляют около 45% от массы всех грибов, встречающихся в наших лесах. Лучшими грибами считаются те, у которых меньше красного цвета, но больше зеленого, синего и желтого.

Шляпка у сыроежек вначале более или менее шаровидная, полушаровидная или колокольчатая. Позже, по мере роста, она распростертая, округлая, плоская или воронковидная, в середине вдавленная. Диаметр шляпки в среднем 2—20 *см*.

У некоторых видов характерный край шляпки. Так, у некоторых видов край шляпки долго и сильно закрученный. Но край шляпки может оказаться и прямым, особенно в тех случаях, когда шляпка рано распростертая. Иногда край шляпки бывает полосатым или бугорчатым, волнистым. Шляпка покрыта кожицей. Кожица шляпки сухая, часто легко отделяется от мякоти. Кожица может быть позже целой или растрескивающейся. Она может быть голой или покрытой мелкими волосками, в зависимости от этого блестящей или матовой. После дождя и росы кожица шляпок сыроежек бывает клейкой и блестящей. Позже сухая кожица выглядит войлочной или бывает блестящей. У некоторых видов поверхность шляпки при влажной погоде становится железобразной, но с высыханием опять бывает сухой и матовой (например, у сыроежки буреющей). Это определяется особыми железобразующими нитями и гифами с желатинизирующимися стенками, а также присутствием воды.

У одних сыроежек кожица легко сдирается, у других сдирается только по краю шляпки и т. д. Кожица очень разнообразного цвета, очень меняющаяся, но и во многих случаях устойчивая. Надо иметь в виду, что цвет кожицы молодых, развитых и стареющих плодовых тел может быть различным. Иногда под воздействием солнца цвет бледнеет. Это происходит от того, что пигменты, содержащиеся в кожице, растворимы в воде и вымываются. Одновременно с побледнением кожицы наблюдается окрашивание мякоти шляпки. Пигменты разрушаются и при варке грибов. Цвет кожицы имеет большое значение при определении сыроежек, но этот признак нельзя и переоценить. Сыроежки содержат некоторые витамины. Например, в 1 *кг* Russula paludosa содержится 264 *мг* рибофлавина, или витамина B_2, также плодовые тела сыроежек содержат 6 *мг* витамина РР.

Пластинки свободные, приросшие, выемчатые или нисходящие, иногда вильчато-разветвленные, равной или неравной длины, с тупым или заостренным краем, часто ломкие. Пластинки некоторых видов Russula выделяют капли жидкости, особенно это наблюдается в дождливое время. Например, пластинки R. foetens выделяют капли янтарного цвета. Пластинки иногда с венозной сетчатостью. Цвет пластинок колеблется от белого до охряного. Пластинки молодых плодовых тел белые, в виде исключения лимонно-желтые. Белый цвет сохраняют лишь пластинки тех видов, у которых образуются белые споры; у остальных пластинок он позже становится более или менее желтым. Однако цвет пластинок светлее цвета спорового порошка.

У некоторых сыроежек пластинки становятся пятнистыми (например, у R. aeruginea и R. furcata с бурыми пятнами). Некоторые виды сыроежек хорошо распознаются по цвету. При высушивании цвет пластинок одних видов сыроежек становится кремово-желтым или оранжево-желтым, пластинки других видов зеленоватые или синеватые, даже буроватые. Край пластинок может иметь другой цвет, нежели центр пластинки. Особенно хорошо это проявляется у красных сыроежек, а у белых сыроежек наблюдают красный край пластинок.

Ширина пластинок неодинаковая: наиболее узкие пластинки у ножки, дальше пластинки постепенно расширяются и у края шляпки округляются. В некоторых случаях пластинки становятся узкими у края, в таких случаях край называют острым.

Край пластинки у сыроежек обычно гладкий, редко пильчатый или неровный.

Пластинки обычно частые, иногда редкие (например, у R. emetica). У некоторых видов пластинки неодинаковой длины (у R. heterophylla). Большинство сыроежек всегда имеют некоторые более короткие пластинки. Ветвление пластинок более интенсивное у ножки. Сильное ветвление пластинок вообще характерно для сыроежек.

Окраска спор — важный признак сыроежек. При определении сыроежек необходимо макроскопически в массе определить цвет спорового порошка. Цвет порошка у различных видов колеблется между чисто-белым и интенсивно-желтым, имея различные переходы и оттенки.

Представители рода сыроежка распространены в европейской части СССР, в Сибири, на Дальнем Востоке. Кроме того, сыроежки встречаются в Северной Америке, Восточной Азии.

Подгруздок черный, или *чернушка* (Russula adusta), имеет шляпку вначале выпуклую, потом глубоковдавленную, широковоронковидную, диаметром 5—15 *см*, грязно-буроватую или темно-бурую. Пластинки белые, позже сероватo-грязноватые. Мякоть сначала становится розовато-серой. Вкус сладковатый, приятный.

Гриб съедобный, пригоден для соления, но после засола чернеет.

Встречается преимущественно в сосновых лесах, иногда группами, с июля по октябрь.

Сыроежка синяя (R. azurea) — интересный гриб. Ее шляпка выпуклая, потом плоская до вдавленной, диаметром 3—10 *см*, синяя, сине-лиловая, в середине даже черно-лиловая или черно-оливковая. Край тупой, более светлый. Кожица сдирающаяся совсем или на $^2/_3$, мучнистая или тонкозернистая.

Мякоть белая, без запаха. Пластинки белые, одинаковой длины, многие вильчато-разветвленные, часто попарно сросшиеся. Ножка сплошная, всегда белая, часто немного булавовидная, высотой 3—5 *см*, молодая крепкая, позже полая, старая же даже многокамерная.

Гриб съедобен и отнесен к 3-й категории, используется свежим и соленым.

Эта сыроежка растет в лесах хвойных пород, главным образом в ельниках, целыми гнездами.

Встречается в средней полосе европейской части СССР, Прибалтике.

Сыроежка желтая (Russula claroflava) заметна по шляпке, которая полушаровидная, потом почти плоская и наконец воронковидная, диаметром 5—10 *см*, гладкая, сухая, с гладким краем и со сдирающейся по краю кожицей, интенсивно-желтая.

Край вначале более или менее завернутый, потом гладкий, тупой. Мякоть со сладким запахом, белая, на изломе сереет и, наконец, чернеет, неедкая или в молодости слабоедкая. Пластинки белые, потом бледно-желтые, при поражении и старении сереют. Ножка всегда белая (никогда не бывает красноватой), ровная, цилиндрическая, у основания сероватая, плотная.

Гриб съедобен, отнесен к 3-й категории. Можно использовать его свежим и соленым. Для гриба характерна чисто-желтая окраска, неедкая, сереющая мякоть и желтоватые споры.

Растет часто, но не обильно в сыроватых березовых, сосново-березовых лесах, по окраинам сфагновых болот с июля по октябрь.

Сыроежка сине-желтая (R. cyanoxantha). Ее шляпка диаметром 5—15 *см*, сначала полукруглая, потом округлораспростертая, в центре притупленная или вдавленная, вначале сероватая, потом разноцветная, главным образом зеленоватая и фиолетовая, по краю часто фиолетово-пурпурная. Мякоть белая, под кожицей фиолетово-пурпурная, неедкая. Пластинки белые, обычно тонкие. Ножка белая, редко лиловая, с красноватым оттенком, толстая.

Этот гриб близок к сыроежке серой (R. grisea).

Гриб съедобен, но принадлежит к 3-й категории. Он характерен приятным вкусом.

Встречается в сосново-березовых влажных лесах довольно редко и необильно. Л. Н. Васильева отмечает, что на Дальнем Востоке этот гриб попадается и в больших количествах. На Кавказе образует микоризу с дубом и грабом. Его находят с июля по октябрь.

Сыроежка сереющая (R. decolorans) имеет шляпку сначала сферическую, шаровидную, потом распростертую, плоско-выпуклую и до вдавленной, желто-коричневую, красновато-оранжевую или желтовато-оранжевую, по краю более или менее красноватую, лиловатую или розоватую, неравно выцветающую, с разбросанными красными пятнами, диаметром 5—10 *см* с тонким, слабополосатым краем. Пластинки приросшие, белые, потом желтые. Встречаются эти грибы в основном в сосновых лесах зеленомошникового типа. Обязательны как микоризные грибы с сосной. Вкус сладкий, потом островатый.

Эта сыроежка — хороший съедобный гриб. Рекомендуют его для соления. После отварки годится и для жарения.

Подгруздок белый, или сухарь, сухой груздь (R. delica) вначале с выпуклой шляпкой, потом воронковидной, с волнистым или прямым слабопушистым краем, диаметром 7—15 *см*, чисто-белой, иногда с буровато-желтыми пятнами. Пластинки нисходящие, узкие, белые, частые, к наружному краю иногда вильчатые, раздвоенные. Ножка книзу слабосуженная, короткая, сплошная, гладкая, белая или немного буроватая. Мякоть белая. На изломе не меняется. Вкус в пластинках едкий. Запах гриба приятный (табл. 45).

Встречается в хвойных и смешанных лесах, часто большими группами, с июля по октябрь. Является микоризообразователем. Например, на Кавказе образует микоризу с дубом и грабом. Съедобный, идет на засол; пригоден для жарения, супов.

У сыроежки жгучеедкой (R. emetica) шляпка выпуклая, потом плоская, иногда в центре воронковидная, диаметром 5—9 *см*, с отделяющейся кожицей, красноватая, светло-красная и красная. Край ребристый, тупой, мякоть бе-

лая, под кожицей розоватая, ломкая, с очень острым и горьким вкусом. Пластинки всегда белые, приросшие или одинаковой длины. Ножка белая, местами розовая, цилиндрическая.

Это очень полиморфный вид, варьирующий по форме, окраске, величине и другим признакам плодовых тел.

Гриб съедобен, принадлежит к 4-й категории. Его можно использовать только для соления.

Встречается в сырых лиственных, а также хвойных лесах, по краю сфагновых болот, на болотах с сосной и даже на торфяной и торфянистой почве.

Сыроежка ломкая (R. fragilis) имеет шляпку плоско распростертую, в середине слабовдавленную, с тонким полосатым краем, диаметром 2—7 *см*, со слабослизистой, светло- или розово-красной кожицей. Пластинки приросшие к ножке, белые, тонкие, частые, ровные. Мякоть белая, губчатая, очень ломкая, со жгучим вкусом. Ножка ровная, белая, цилиндрическая, мучнистая, часто тонкополосатая.

Встречается сыроежка в хвойных и лиственных лесах с августа по октябрь, реже с июня.

Растет гриб в Карелии, средней полосе европейской части СССР, Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в Алтайском крае, Сибири, на Новой Земле.

Валуй (R. foetens) — известный гриб. Его шляпка диаметром 6—15 *см*, у молодого гриба шаровидная, позже плоско распростертая и даже вдавленная, очень слизистая, охристая, охристо-бурая, с более темным рубчатым краем, по краю полосатая. Пластинки приросшие, белые, потом желтоватые, с буроватыми пятнами, часто выделяющие капли жидкости, вильчато-разветвленные. Ножка цилиндрическая, иногда в середине расширенная, сначала полая, позже с несколькими отдельными пустыми камерами. Мякоть очень едкая, с неприятным запахом.

Встречается гриб в лиственных, особенно березовых и смешанных с березой лесах с июля по сентябрь.

Валуй пригоден только для соления (и даже признан вкусным).

Сыроежка цельная (R. integra) отличается шляпкой полушаровидной, потом распростертой, в центре вдавленной диаметром 4—12 *см*, кровяно-красной, в середине оливково-желтой или буроватой, плотной, слизистой. Кожица легко сдирающаяся, свежая — немного клейкая. Край волнистый, растрескивающийся, гладкий или слабосетчато-полосатый. Мякоть белая, ломкая, нежная, со сладковатым, потом острым вкусом. Пластинки позже желтые, светло-серые, вильчато-разветвленные. Ножка белая или со светло-розоватым налетом, у основания с желтыми пятнами.

Гриб съедобен и принадлежит к 3-й категории. Применяют его свежим и соленым.

Встречается в широколиственных и хвойных лесах с июля по сентябрь.

У *сыроежки золотисто-желтой* (R. lutea) шляпка диаметром 2—6 *см*, полукруглая, потом распростертая, в центре вдавленная, ярко-золотисто-желтая, клейкая, при высыхании блестящая, желтая, по краю слегка розоватая, в центре более темная. Край гладкий или неясно полосатый. Пластинки свободные или приросшие, сначала кремово-желтые, позднее охристо-желтые, одинаковой длины, венозно-сетчатые. Мякоть рыхлая, белая, неедкая. Ножка короткая, белая, иногда с розоватым оттенком, ровная, внутри полая.

Этот съедобный гриб встречается в широколиственных, мелколиственных и даже хвойных лесах с июня по сентябрь.

Сыроежка болотная (R. paludosa) имеет шляпку диаметром 6—15 *см*, сначала выпуклую, потом плоско-вдавленную, красную, в середине буроватую, иногда с желто-буроватыми пятнами, голую, гладкую, с гладким или немного рубчатым краем. Пластинки широкие, с немного зазубренным краем, сначала белые, затем кремово-желтые, у ножки раздвоенные. Мякоть белая, сладковатая, только молодые пластинки иногда немного едкие. Ножка белая, иногда с розоватым оттенком, немножко блестящая (табл. 45).

Встречается гриб в сыроватых сосновых лесах, по краю болот, на влажных торфянисто-песчаных почвах с июня по сентябрь. Образует микоризу с сосной.

Эта сыроежка — хороший и вкусный съедобный гриб. Его используют для маринования и соления, но можно употреблять и в жареном виде.

Сыроежка пищевая (R. vesca) имеет шляпку диаметром 5—10 *см*, от мясо-красной до буроватой, с серыми пятнами, с гладким или слабозубчатым краем. Кожица сдирается только до половины, полосатая или жилковатая. Пластинки белые или беловато-желтые, иногда с красными или буроватыми пятнами, частые, большей частью одинаковые, близ ножки часто разветвленные. Ножка ровная, у основания суживающаяся, белая. Мякоть неедкая, без запаха, со сладким ореховым вкусом.

Встречается в хвойных и лиственных, в основном в широколиственных лесах с июля до сентября.

Гриб съедобный, его применяют для маринования и соления (после предварительного отваривания).

ГРУППА ПОРЯДКОВ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ

Гастеромицеты характеризуются тем, что их плодовые тела совершенно замкнуты до полного созревания базидиоспор (ангиокарпные плодовые тела). Базидиоспоры не только формируются внутри плодового тела на одноклеточных базидиях, но и отделяются от последних также под прикрытием оболочки, отчего эту группу грибов называют еще нутревиками. Освобождение базидиоспор из плодового тела происходит уже после их отделения от базидий в результате разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела.

Гастеромицеты в основном почвенные сапрофиты. Это *дождевик шиповатый* (Lycoperdon perlatum) — космополит, зарегистрированный на всех континентах, за исключением Антарктиды; грибы родов *порховка*, или *бовиста* (Bovista), *головач*, или *кальвация* (Calvatia), *звездовик*, или *геаструм* (Geastrum) и другие, встречающиеся и в лесах и на открытых пространствах: лугах, пастбищах, степях, пустынях и даже на прибрежных морских песчаных дюнах.

Некоторые из гастеромицетов — микоризообразователи с древесными породами, например *склеродерма*, или *ложнодождевик* (Scleroderma). Другие — сапрофиты на растительных остатках (мертвой древесине, валежнике) — типичные обитатели леса. Таковы *круцибулюм* (Crucibulum), *гнездовка*, или *нидулярия* (Nidularia), *бокальчик* (Cyathus), *сфероболюс* (Sphaerobolus), *дождевик грушевидный* (Lycoperdon pyriforme), встречающийся часто и большими группами на различных гнилушках и почве. И лишь некоторые гастеромицеты паразитируют на корнях высших растений, например *ризопогон паразитный* (Rhizopogon parasiticus) на корнях североамериканских сосен Pinus echinata, P. pungens.

Мицелий гастеромицетов многоклеточный, сильно разветвленный; он хорошо развит и пронизывает субстрат, в который обычно бывает погружен. Гифы часто образуют длинные мицелиальные тяжи, достигающие нескольких миллиметров толщины, пронизывающие субстрат и часто выходящие на поверхность. Такие тяжи наблюдаются у значительной части гастеромицетов (порядки фаллюсовых, гнездовковых, дождевиковых). Иногда они становятся довольно толстыми, достигая 5—12 *мм* в поперечнике и нескольких метров в длину. Тогда они напоминают своим внешним видом корни высших растений, особенно кустарников.

Мицелиальные тяжи помогают значительному охвату территории, на которой развиваются плодовые тела, и тем самым способствуют распространению гриба. Верхний слой крупных тяжей образован плотно переплетенными гифами, имеющими часто мертвые клетки с окрашенными толстостенными оболочками. Внутренняя, сердцевинная часть тяжей образована живыми гифами, состоящими из клеток с большим количеством запасных питательных веществ и из клеток с большим диаметром. Внешний слой уплотненных толстостенных гиф мицелиального тяжа, состоящий в основном из мертвых клеток, выполняет защитную функцию, а внутренняя часть — запасающую и проводящую функции. Здесь идет накопление и передвижение питательных веществ по широким просветам гиф. Это передвижение становится особенно интенсивным в период образования плодовых тел. Реже на субстрате образуется мицелиальная пленка гастеромицетов.

На грибнице (часто на мицелиальных тяжах) формируются плодовые тела диаметром 1—70 *см* и различной массы, которая может быть даже около 12,5 *кг*, как у гигантского дождевика *лангерманния гигантская* (Langermannia gigantea, табл. 46), найденного в 1967 г. в пригороде Москвы. В Северной Америке был обнаружен еще более крупный экземпляр, имевший сплюснутую форму. Он достигал 1,6 *м* длины, 1,35 *м* ширины и 24 *см* высоты. Подобные находки редки. Однако встречаемость плодовых тел дождевиков массой 1—3 *кг* и диаметром 25—30 *см* — явление частое. Обычно такие крупные плодовые тела находят на Тянь-Шане — в районе озера Иссык-Куль. Крупных размеров достигают плодовые тела видов родов *феллориния* (Phellorinia), *баттарея* (Battarea), *бовиста* (Bovista). По размерам плодового тела гастеромицеты — рекордсмены в мире грибов и лишь отдельные экземпляры трутовиков могут конкурировать с ними. В то же время кубковидные плодовые тела некоторых грибов рода *круцибулюм* (Crucibulum) имеют диаметр всего 0,1—0,5 *см* и высоту 0,6—0,8 *см*. Столь же разнообразны плодовые тела гастеромицетов и по форме. Чаще всего в начале своего развития они шаровидные, грушевидные, яйцевидные, клубневидные или цилиндрические. У некоторых грибов эта форма сохраняется и до созревания; у большинства же при развитии плодового тела форма меняется на бокальчатую, кубковидную, блюдцевидную, воронковидную или колокольчатую, узкоцилиндрическую, веретеновидную, звездообразную, шляпковидную с хорошо развитой ножкой. Форма плодовых тел некоторых гастеромицетов столь необычна, что не поддается описанию. Так, ни с чем нельзя сравнить *клатрус*, или *решеточник красный* (Clathrus ruber), и *антурус*, или *цветохвостник яван-*

ский (Anthurus javanicus, табл. 47), которые иногда встречаются в лесах Закавказья.

Феллориния шишковатая (Phellorinia strobilina, табл. 46) — обитатель пустынных и полупустынных зон — встречается в Казахстане.

Плодовые тела родов *гнездовка*, или *нидулярия* (Nidularia), и *круцибулюм* (Crucibulum) похожи на птичьи гнезда с лежащими в них яйцами, отсюда и название всего порядка гнездовковые (Nidulariales, табл. 48). Они встречаются довольно часто на гнилой древесине и совсем непохожи на другие грибы. Их плодовые тела имеют вид маленьких (обычно диаметром не более 1—1,5 *см*) широко открытых чашечек или бокальчиков, в которых лежат, как яйца в гнезде, округлые тельца — перидиоли. Тропические виды гастеромицетов (роды Phallus, Dictyophora, Podaxis, Simblum, Clathrus) имеют столь причудливую изящную форму и яркую окраску, что немецкие ботаники назвали их «грибы-цветы».

Указанные выше решеточник и цветохвостник вполне оправдывают это название, так как окраска их ярко-красная, как у цветков (табл. 48).

Диктиофора сдвоенная (Dictyophora duplicata) носит довольно романтичное для гриба название — «дама под вуалью» или «дама с покрывалом»—и встречается изредка на почве в лесах Средней Азии и Приморья. Плодовое тело этого гриба имеет вид шляпки с сетчатым рельефом на поверхности, сидящей на длинной полой ножке с дырчатой поверхностью. Из-под этой шляпки на ножку спускается ажурная, как бы кружевная «юбочка», так называемый индузий (табл. 47).

У многих тропических диктиофор плодовое тело и индузий окрашены в контрастные тона. Вот как описывает свое впечатление о многообразии грибов в тропическом лесу Аргентины известный путешественник и натуралист Джеральд Даррел: «Никогда ни в одной части света я не видал такого богатства грибов, усеивавших лесную почву, валежник и даже деревья. Они были всех цветов, от винно-красного до черного, от желтого до серого, и фантастически разнообразны по форме. Некоторые были красные и имели форму венецианских кубков на тонких ножках; другие, все в филигранных отверстиях, напоминали маленькие желтобелые изогнутые столики из слоновой кости; третьи были похожи на большие гладкие шары из смолы или лавы — черные и твердые, они покрывали всю поверхность подгнивших бревен, а иные, скрученные и ветвистые, как рога миниатюрного оленя, были, казалось, изваяны из полированного шоколада. Одни грибы выстроились в ряды, словно красные, желтые, коричневые пуговицы на манишках упавших деревьев; другие, похожие на старые желтые губки, свисали с ветвей и источали едкую жидкость. Это был колдовской пейзаж».

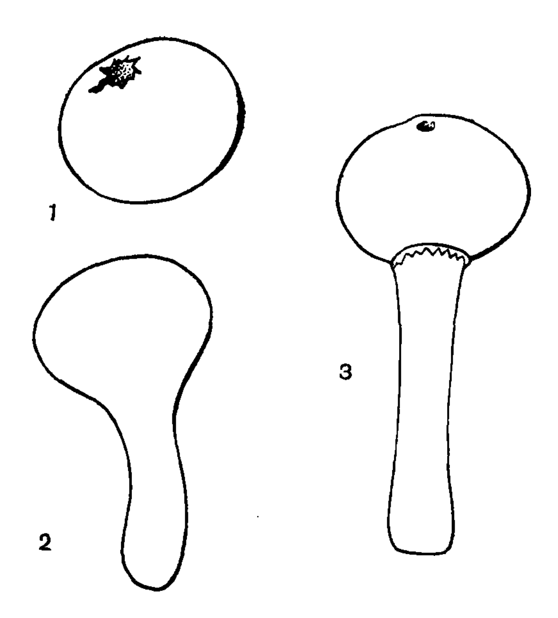


Рис. 195. Расположение плодовых тел гастеромицетов:
1 — сидячее (у порховки); *2* — с ложной ножкой (у головача); *3* — с настоящей ножкой (у тулостомы).

Очень часто причудливая форма и яркая окраска плодовых тел (в основном порядок фаллюсовых) сопровождаются резким, неприятным для человека запахом падали. Этот запах и окраска привлекают насекомых, которые, ползая по ослизняющемуся плодовому телу, захватывают на лапках базидиоспоры и распространяют их. Таким образом, яркая окраска и запах грибов имеют большое биологическое значение.

Большинство гастеромицетов — обитателей умеренных зон имеют плодовые тела темных буроватых окрасок. Их споры при созревании распространяются ветром. Плодовые тела гастеромицетов могут быть подземные, клубневидные, более примитивные по своему строению, полуподземные и наземные. Наземные плодовые тела бывают сидячие, как у бовисты, с ложной ножкой в виде стерильной суженной неплодоносящей нижней части плодового тела, как у головача, и с настоящей ножкой (род *тулостома* — Tulostoma, рис. 195). У некоторых образуется особый плодоносец, часто в виде ножки, обычно ячеистой или губчатой структуры — рецептакул (род фаллюс).

Оболочка плодового тела — перидий. У большинства гастеромицетов он развит очень хорошо и бывает однослойный, двух- и многослойный. В этом случае различают наружный, экзоперидий и внутренний, эндоперидий. Экзоперидий может иметь сложную структуру и состоять из нескольких слоев.

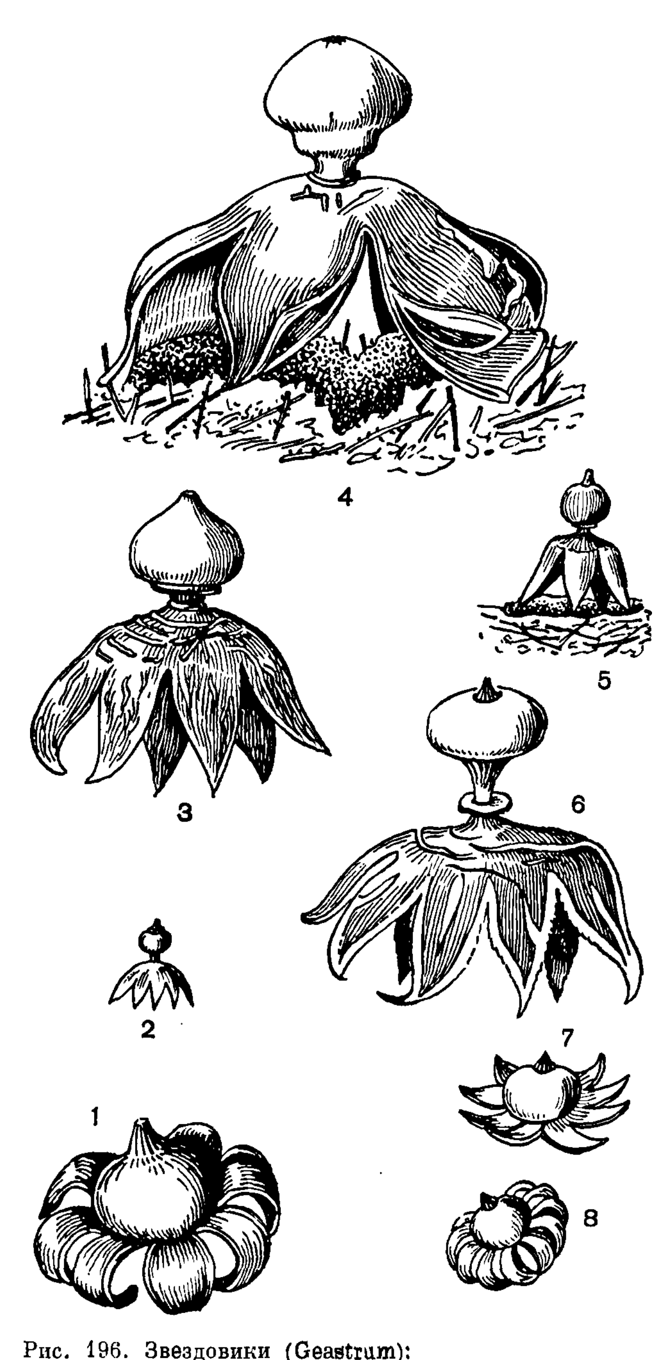


Рис. 196. Звездовики (Geastrum):

1 — каштаново-коричневый (G. badium); *2* — маленький (G. minimum); *3* — увенчанный (G. coronatum); *4* — сводчатый (G. fornicatum); *5* — четырехлопастный (G. quadrifidum); *6* — гребенчатый (G. pectinatum); *7*, *8* — полевой (G. campestre).

Поверхность экзоперидия бывает гладкая, но чаще она покрыта бородавками, чешуйками или собранными в звездообразные группы шипами. Эти выросты экзоперидия часто отпадают, оставляя на его поверхности следы. Иногда и сам экзоперидий частично или полностью слущивается, обнажая тонкий пергаменто- или бумагообразный перепончатый эндоперидий. У представителей порядка *фаллюсовых* (Phallales) эндоперидий толстый, студенистой консистенции. Гладкий экзоперидий может быть тонким и толстым. В последнем случае он разламывается струпьями.

У грибов рода *звездовик, геаструм* (Geastrum) экзоперидий раскалывается правильными радиальными лопастями, которые отгибаются назад, так что плодовое тело приобретает форму звезды, отчего виды этого рода, растущие обычно на почве в хвойных лесах, реже на открытых местах, получили название звездовиков, или земляных звездочек (рис. 196). Эндоперидий раскрывается разными способами: правильными или неправильными, одиночными или многочисленными отверстиями на вершинах плодовых тел; продольными трещинами или экваториальным разрывом с последующим исчезновением верхней части плодового тела, как у грибов рода баттарея. Часто отверстие в эндоперидии на вершине плодового тела бывает снабжено конически вытянутым хоботком — п е р и с т о м о й, как у грибов рода геаструм (рис. 196).

Внутренняя часть плодового тела гастеромицетов называется г л е б о й. У молодых плодовых тел глеба всегда белая или сероватая, затем она темнеет по мере формирования и созревания находящихся в ней базидиоспор и приобретает темную окраску —оливковую, оливково-бурую, лиловато-бурую, коричневую и др. Молодая глеба рыхлая, однородная. Затем, по мере развития плодового тела, в ней образуются камеры (полости) различной формы. Поверхность камер выстлана гимением, который состоит из округлых, коротких, часто неправильной формы базидий, на которых формируются на длинных стеригмах базидиоспоры. У некоторых родов базидии не образуют гимения, а расположены в камере беспорядочно. Камеры отделены друг от друга бесплодными участками глебы — т р а м а м и, состоящими из сплетения гиф. При созревании плодового тела базидии и трамы разрушаются у большинства видов и базидиоспоры свободно лежат внутри перидия. Часть гиф трамы у ряда родов (Lycoperdon, Bovista, Geastrum, Calvatia, Tulostoma) сохраняется и идет на образование особых волокон — к а п и л л и ц и я, разрыхляющего массу зрелых базидиоспор (рис. 197). У некоторых грибов (род Scleroderma) трама сохраняется при созревании плодового тела. В этом случае внутреннее содержимое зрелого плодового тела остается плотным, мясистым и имеет на разрезе мраморный рисунок от чередующихся камер, темноокрашенных от присутствия базидиоспор, и более светлых трам между ними. Расположение спороносного слоя внутри плодовых тел может быть различным.

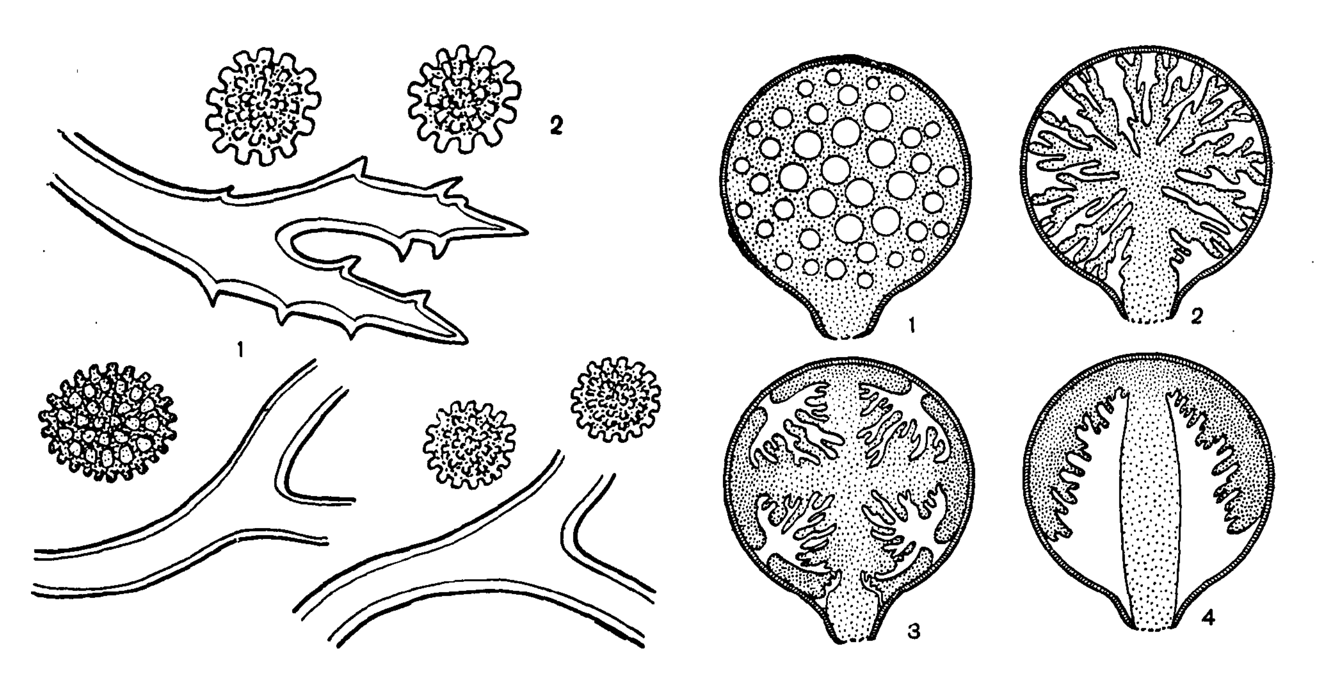


Рис. 197. Капиллиций (*1*) и споры (*2*) гастеромицетов.

Рис. 198. Типы глебы: *1* — лакунарный; *2* — коралловидный; *3* — многошляпочный; *4* — одношляпочный.

Выделяют несколько типов развития и расположения спороносного слоя в глебе (рис. 198):

1) лакунарный тип, или камеровидный,— в недифференцированной первичной ткани возникают замкнутые камеры или щели, стенки которых покрыты беспорядочно расположенными базидиями (роды Melanogaster, Scleroderma, Nidularia и др.);

3) коралловидный тип — в центре глебы в этом случае имеется бесплодная часть, к периферии от нее идут коралловидные полости, где находятся базидии с базидиоспорами, расположенные по стенкам этих полостей правильным слоем — гимением. Центральная бесплодная часть глебы образует здесь столбик (роды Lycoperdon, Geastrum, Hymenogaster и др.);

3) многошляпочный тип — спороносные участки глебы формируются в нескольких местах плодового тела, независимо друг от друга (роды Clathrus, Phallogaster и др.);

4) одношляпочный тип — первая камера глебы образуется в виде кольцевидной впадины (рис. 198). Эта впадина по мере развития плодового тела дифференцируется в первичную глебу и вершину столбика. Пластинки трамы растут, ветвятся, образуют между собой анастомозы и таким образом в первом участке глебы образуются камеры, покрытые гимением. Этот тип характерен только для части гастеромицетов с надземными плодовыми телами. Он обеспечивает им мощное развитие р е ц е п т а к у л а — плодоносца, выносящего глебу на значительное расстояние над поверхностью почвы, что, в свою очередь, обеспечивает лучшее распространение спор. Такой тип развития плодовых тел характерен для видов порядков фаллюсовых (Phallales) и подаксовых (Podaxales).

Базидии гастеромицетов не имеют перегородок (это одноклеточные холабазидии) и несут 1—14 базидиоспор. У большинства видов по 4 базидиоспоры на базидии. Но иногда у грибов одного и того же рода число спор на базидии может значительно различаться. Так, у гаугиерии (Gautieria) число спор варьирует от 1 до 4, а у калостомы (Calostoma) даже от 3 до 14. Споры гастеромицетов располагаются на базидиях по-разному: чаще на вершине базидии или реже по ее бокам (род тулостома — Tulostoma), на стеригмах одинаковой (род сферроболюс — Sphaerobolus) или разной длины (род ликопердон — Lycoperdon). У некоторых видов споры сидячие, как в роде фаллюс (Phallus), что связано с расплыванием глебы в слизистую массу и переносом спор насекомыми. В этом случае нет необходимости в активном отбрасывании спор и, следовательно, в наличии стеригмы. Форма спор, их размеры, строение оболочки очень различны. Они бывают шаровидные, эллипсоидальные, лимоновидные или почти цилиндрические. Оболочка гладкая или с разнообразной «скульптурой» на ее поверхности в виде шипов, бородавок и т. д. (рис. 197).

Эволюция плодовых тел гастеромицетов шла по пути выработки различных приспособлений для рассеивания спор. У гастеромицетов с подземными плодовыми телами, похожими на на-

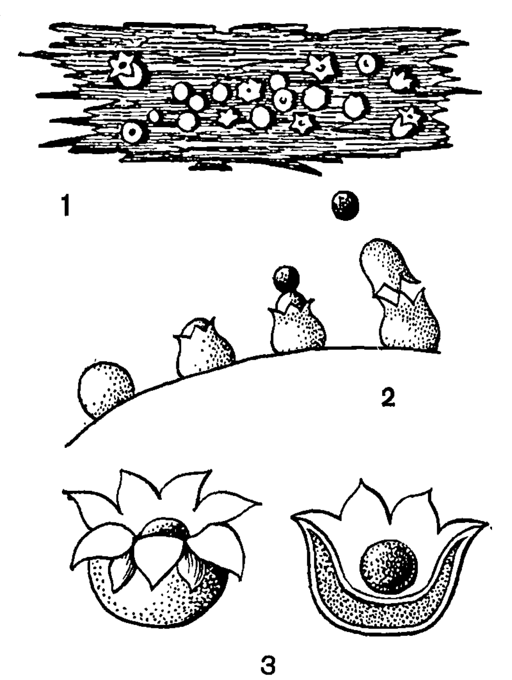


Рис. 199. Сферероболюс (Sphaerobolus). Схема строения плодового тела и схема механизма отбрасывания глебы:

1 — внешний вид плодовых тел на субстрате; *2* — последовательные стадии отбрасывания глебы; *3* — плодовое тело.

стоящие трюфели, например род *меланогастер* (Melanogaster) со съедобным видом (M. broomeianus), плодовые тела обладают приятным фруктовым запахом. Распространение спор происходит с помощью животных, поедающих эти плодовые тела.

Ароматный или едкий запах, привлекающий насекомых и грызунов, имеет большинство грибов порядка *гименогастровые* (Hymenogastrales) также с подземными плодовыми телами. Насекомые и грызуны охотно поедают эти плодовые тела. Проходя неповрежденными через кишечный тракт, грибы выделяются с экскрементами, и таким образом происходит их рассеивание.

У большинства гастеромицетов с надземными плодовыми телами распространение спор осуществляется токами воздуха. Их плодовые тела шаровидной или грушевидной формы открываются обычно на вершине, и пылевидная масса спор, лежащая внутри перидия, высеивается наружу небольшими порциями при толчках от проходящих животных или при порывах ветра. Далее их споры разносятся токами воздуха. В некоторых местах такие грибы (в основном из родов дождевик и порховка) называют «дедушкин табак» или «чертов табак».

Зрелые сухие плодовые тела дождевиков и порховок использовались североамериканскими индейцами и некоторыми африканскими племенами на охоте. При подходе к зверю они даже в неподвижном воздухе тропического леса или саванны умели определить слабо заметное движение воздуха по направлению полета легких спор дождевиков, чтобы подобраться к зверю с подветренной стороны.

У грибов степного и полупустынного рода баттарея происходит отделение всей верхней части перидия за счет образования экваториальной трещины на поверхности плодового тела; споровая масса оказывается почти полностью раскрытой и легко сдувается ветром. У некоторых грибов плодовые тела отрываются от субстрата и, гонимые ветром, как перекати-поле, рассеивают споры. Форма плодовых тел таких видов обычно круглая, почти шаровидная. Таковы роды бовиста (Bovista), дисциседа (Disciseda). Бывает, что зрелая глеба выпадает из плодового тела и также переносится ветром по поверхности почвы. При этом она постепенно распадается на отдельные участки и рассеивает споры. Таковы грибы родов бовиста, кальвация, а также *звездовик черноголовый* (Trichaster melanocephalus, табл. 48) и *миценаструм толстокожий* (Mycenastrum corium, табл. 50). Это в основном виды открытых степных пространств и полупустынь.

Процессу рассеивания спор у грибов порядка Lycoperdales и их высыпанию из плодовых тел (особенно у лесных и луговых мезофитных видов) способствуют гигроскопические изгибания нитей капиллиция. Капиллиций, находясь в споровой массе, разрыхляет ее, так как его нити при уменьшении влажности сокращаются, а при ее увеличении удлиняются. Это позволяет спорам лучше высеваться из плодового тела. Выбрасывание спор у гастеромицетов происходит постепенно. Так, у грибов порядка ложнодождевиковых (Sclerodermatales) созревание спор начинается от вершины плодового тела и идет вниз и споры освобождаются из полостей глебы в течение нескольких месяцев.

Распространение спор у гастеромицетов порядка фаллюсовых (Phallales) со слизистой сильно пахнущей или яркоокрашенной глебой происходит, как описано выше, насекомыми, привлеченными их запахом или окраской. У небольшой части гастеромицетов вся созревшая глеба со спорами выбрасывается из плодового тела на несколько метров, например в порядке нидуляриевые (Nidulariales) в роде сфероболюс (Sphaerobolus). В этом случае у шаровидного плодового тела экзоперидий разрывается звездообразно от вершины к основанию и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку внутреннего слоя экзоперидия. Вследствие этого глеба, одетая эндоперидием и не прикрепленная к экзоперидию, получает сильный толчок и отбрасывается на несколько метров (рис. 199).

У ряда гастеромицетов плодовые тела образуют ножку (роды Battarea, Tulostoma, Podaxon) или ножковидный рецептакул (род Phallus). Их образование происходит за счет уменьшения спорообразующей массы глебы. Это хотя и приводит к уменьшению количества спор, но компенсируется поднятием споровой массы на некоторую высоту над поверхностью почвы, что способствует лучшему их распространению в пространстве, и таким образом имеет приспособительное значение.

Плодовые тела крупных гастеромицетов образуют огромное количество спор. Они считаются одними из самых плодовитых организмов. Так, плодовое тело лангерманнии гигантской имеет величину с большой арбуз и образует до 7,5 триллиона спор, т. е. приблизительно столько же, сколько их в 400 плодовых телах шампиньона обыкновенного. Если бы каждая из этих спор проросла и дала только по одному плодовому телу, а из последних из каждой споры тоже развилось бы по одному плодовому телу, то в третьем поколении сумма плодовых тел оказалась бы по объему в 800 раз больше земного шара. Так как этот гриб встречается сравнительно редко, то легко видеть, как мало спор попадает в подходящие условия, чтобы прорасти и образовать грибницу и новое плодовое тело. Это показывает также, какое малое значение имеет количество спор в общем комплексе факторов, обусловливающих распространение данного вида.

Очень крупное плодовое тело лангерманнии гигантской, найденное в Северной Америке, длиной 1,6 *м* и шириной 1,35 *м*, имело до 160 триллионов спор.

Как и большинство грибов, гастеромицеты отличаются быстротой роста. И в этом они рекордсмены. Обычный период роста и развития плодового тела гриба от момента его закладки в виде клубочка на грибнице до созревания составляет 10—14 дней в зависимости от условий среды (температуры, влажности почвы и воздуха и т. д.). И за эти 10—14 дней шляпочный гриб полностью развивается, а плодовые тела некоторых гастеромицетов достигают огромных размеров диаметром до 0,5 *м* и более.

Не все механизмы этого чудесного роста можно пока объяснить. Но один из них таков. Особенность развития плодовых тел некоторых грибов состоит в том, что в их зачатке находятся уже хорошо сформированные элементы будущего плодового тела. Быстрый рост гриба часто происходит за счет интенсивного растягивания всех его частей. При этом скорость вытягивания рецептакула гастеромицета *веселки обыкновенной* (Phallus impudicus) достигает 5 *мм* в минуту! Это вообще наибольшая скорость роста, известная у растений.

Гастеромицеты объединяют около 1000 видов, относящихся к 110 родам. При этом необходимо отметить, что точное количество видов гастеромицетов в мире еще не установлено.

В последние годы описаны новые виды порядка дождевиковых, или ликопердовых (Lycoperdales), из Непала (Юго-Восточная Азия) и Чили (Южная Америка), а также рода *циатус* (Cyathus) с Гавайских островов и из Мексики, новый вид рода *клатрус* (Clathrus) с Гавайских островов и др. Можно предположить, что более интенсивное изучение флоры тропической зоны значительно пополнит число видов этих и других родов гастеромицетов. В СССР насчитывают более 40 родов, около 170 видов этих грибов.

Различные исследователи выделяют различное число порядков гастеромицетов, чаще всего 9—11 порядков. Их делят на две группы. Первая группа, объединяющая 6 порядков, характеризуется тем, что глеба обнажается довольно рано. У зрелых плодовых тел глеба слизистая, кашеобразная или реже распадается в порошок, содержащая только споры без капиллиция. Гимений состоит из базидий, образующих более или менее правильный палисадный слой. Тип развития глебы одношляпочный, многошляпочный или кораллоидный. Таковы порядки: фаллюсовые (Phallales), гистерангиевые (Hysterangiales), гименогастровые (Hymenogastrales), гаутиериевые (Gautieriales), гастроспоровые (Gastrosporiales) и подаксовые (Podaxales).

Следующие пять порядков характеризуются тем, что глеба обнажается только после полного созревания и отбрасывания спор, когда она уже почти разрушена. Чаще всего она распадается в порошок, который содержит споры и капиллиций. Гимений состоит из базидий, разбросанных в камерах пучками или (реже) равномерно выстилающих камеру внутри. Тип развития глебы лакунарный.

Сюда входят порядки: дождевиковые (Lycoperdales), мелангастровые (Melanogastrales), ложнодождевиковые (Sclerodermatales), тулостомовые (Tulostomatales) и гнездовковые (Nidulariales).

ГАСТЕРОМИЦЕТЫ-ЛИГНОФИЛЫ

Многие виды гастеромицетов — космополиты. По приуроченности к субстрату среди них можно выделить ч е т ы р е э к о л о г и ч е с к и е г р у п п ы. Первая четко очерченная группа — л и г н о ф и л ы, т. е. поселяющиеся на растительных остатках: мертвой древесине, валежнике. Это типичные обитатели лесов. Они мезофилы: для их развития необходимо значи-

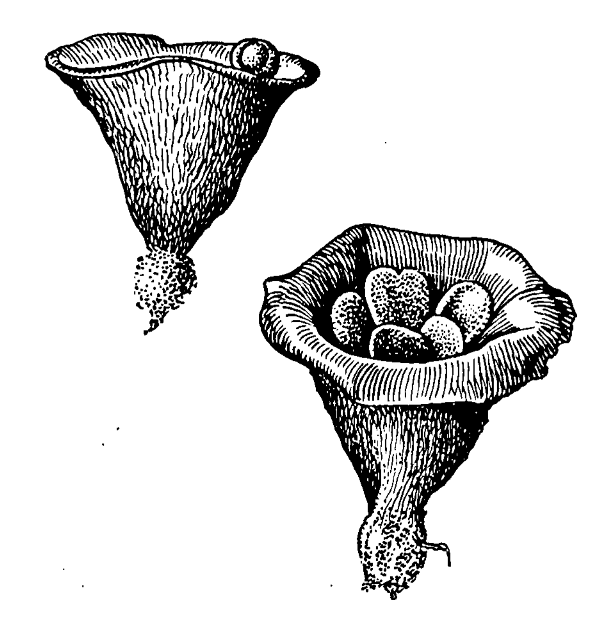


Рис. 200. Бокальчик Олла (Cyathus olla).

тельное, более или менее постоянное количество влаги. Наиболее характерные лигнофилы, обитатели полуразложившейся древесины и других растительных остатков,— это грибы из порядка *гнездовковых* (Nidulariales).

Одни из типичных лигнофилов — грибы рода *круцибулюм* (Crucibulum), имеющие цилиндрические или колокольчатые, удлиненные, сидячие плодовые тела, прикрытые однослойным перидием. Перидий раскрывается на вершине ровными краями. Отверстие при этом прикрыто двухслойной оболочкой — э п и ф р а г м о й. Глеба состоит из многочисленных перидиоль, прикрепленных длинным белым шнуром к маленькому бородавчатому выросту на внутренней стенке перидия. Перидиоли линзовидные. Род содержит 2 вида, отличающихся по форме спор.

Наиболее распространен *круцибулум гладкий* (Crucibulum laeve, табл. 48) с эллипсоидальными спорами. Он растет обычно группами на гнилушках, засохших стеблях травянистых растений, реже на почве в лесах и садах. Плодовое тело его высотой до 1 *см* сначала шаровидное, а затем кубковидное или цилиндрическое, желтоватое, к основанию белое, прикрытое эпифрагмой. Внутренняя поверхность перидия гладкая, серая, блестящая. Перидиоли линзовидные, желтовато-белые, со шнуром. По-видимому, это вид космополитный.

Другой близкий к предыдущему род — *бокальчик*, или *циатус* (Cyathus). Для него характерны ширококубковидные плодовые тела с зубчатыми краями и однослойной эпифрагмой. Перидий трехслойный. Перидиоли также многочисленные, линзовидные, но темные, темно-коричневые или черные, прикрепленные к перидию шнуром. Род насчитывает около 60 видов.

Наиболее часто встречается *бокальчик Олла* (Cyathus olla) с бокаловидным плодовым телом деревянистой консистенции, высотой 10—15 *мм* и шириной 8—10 *мм*. Перидий снаружи светло-охряный, внутри ровный, блестящий, свинцовый или коричневый (рис. 200).

Растет на гнилушках в лесах, садах и иногда на почве.

Другой широко распространенный вид — *бокальчик полосатый* (C. striatus). Его перидий снаружи покрыт темно-ржавым войлоком, а внутри он продольно-бороздчатый, свинцово-серый, до черного внизу. Перидиоли серебристо-коричневые. Плодовое тело его колокольчатое или удлиненно-воронковидное, диаметром 0,7—1 *см* (табл. 48).

Третий род — *гнездовка*, или *нидулярия* (Nidularia). Перидиоли ее чаще коричневые, лежат свободно в полости плодового тела, не прикреплены шнуром, как у грибов двух предыдущих родов. Перидий однослойный. Плодовые тела без эпифрагмы. Сами плодовые тела шаровидные или кубковидные, маленькие, сидячие. Всего описано 23 вида. Чаще встречается 8—9 видов. Наиболее обычна *гнездовка подушковидная* (Nidularia pulvinata), встречающаяся на гниющих ветвях, листьях, хвое, изредка на почве и истлевших тканях. Плодовые тела высотой 0,3—0,4 *см* и шириной 0,5—0,6 *см*, сидящие на высоком основании. Перидий снаружи грязно-белый.

Перидиоли гнездовки подушковидной почти шаровидные, рыжеватые или каштаново-коричневые, блестящие. Сначала они расположены в густой слизистой жидкости, вскоре высыхающей.

Мелкие шаровидные плодовые тела имеют грибы рода *сферdroболюс* (Sphaerobolus), также растущие на гнилушках. Плодовые тела обычно образуются скученными группами. Они имеют многослойный, быстро исчезающий перидий. В плодовом теле образуется всего одна перидиоля, с силой выбрасываемая из плодового тела. Род содержит 7 видов. Наиболее часто встречается *сферdroболюс звездчатый* (Sphaerobolus stellatus). Плодовое тело в виде замкнутого кубка или шаровидное, диаметром 1—2 *мм*. Перидий разрывается звездчато от вершины к основанию на 5—8 лопастей, и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку его внутреннего слоя, вследствие чего сформировавшаяся к этому моменту перидиоля получает сильный толчок и выбрасывается (рис. 199). Сама перидиоля диаметром 1 *мм*, коричневая, шаровидная, блестящая, мягкая, мясистая, с толстой оболочкой. Растет этот гриб на гни-

лушках, остатках травянистых растений и на помете травоядных животных.

К лигнофилам относится и часть видов рода *дождевиков* (Lycoperdon) из порядка *дождевиковых* (Lycoperdales), например широко распространенный *дождевик грушевидный* (L. pyriforme), который, поселяясь на различных гнилушках, плодоносит обильно и продолжительно. Растет он преимущественно на древесине лиственных, реже на древесине и шишках хвойных пород скученными группами. Иногда встречается на покрытых мхом основаниях живых деревьев и изредка на почве среди мхов. Плодовые тела большей частью грушевидные, булавовидные, реже почти шаровидные, высотой 1—7 *см* и шириной 0,5—2 *см*. У основания имеются хорошо развитые, белые, длинные, корневидные мицелиальные шнуры. Экзоперидий белый, позже охряный, в зрелом состоянии коричневый, мучнистый или мелкощетинистый. Эндоперидий гладкий, открывается на вершине маленьким отверстием.

Этот космополитный вид найден на всех континентах, кроме Южной Америки. В СССР встречается от Архангельской области на севере до Армянской и Узбекской ССР на юге, от Прибалтики на западе до Приморского края на востоке.

Другой лигнофил из этого же рода — *дождевик ежевидноколючий* (Lycoperdon echinatum, табл. 49). Хотя он распространен очень широко, встречается редко и одиночными экземплярами в тенистых лиственных лесах. Растет на почве, где много валежника. Плодовое тело обратногрушевидное, диаметром 2—4 *см*, с короткой «ножкой», переходящей в корневидный белый шнур грибницы. Экзоперидий состоит из удлиненных заостренных шипов, часто изогнутых, длиной до 5 *мм*, в основании плодового тела палевых, позже охряных и коричневых. Из-за этих шипов гриб и получил свое название. Эндоперидий тонкий, светло-коричневый, с сетчатым узором и маленьким отверстием на вершине. К этой же группе относятся некоторые виды головача (Calvatia).

В жизни леса эта экологическая группа играет значительную роль, являясь активным разрушителем лесного валежника.

Имеются среди гастеромицетов также две небольшие упомянутые выше группы микоризных и паразитных видов.

Большинство гастеромицетов—типичные почвенные сапрофиты, приуроченные к различным растительным формациям и связанные в своем распространении с определенными физико-географическими зонами. Поэтому среди них легко выделить виды л е с н ы е, л у г о в ы е, с т е п н ы е, п о л у п у с т ы н н ы е и п у с т ы н н ы е.

ПОЧВЕННЫЕ ЛЕСНЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ-САПРОФИТЫ

Лесные почвенные сапрофиты-гастеромицеты обитают на почве под пологом леса, по своим условиям роста и развития близки к соответствующей группе шляпочных (агариковых) грибов. Это влаголюбивые виды. К ним относят представителей порядка фаллюсовых (Phallales). Они встречаются в различных типах леса, от смешанных лесов умеренной зоны до тропических, где их видовой состав более богат, а формы плодовых тел и их окраска очень разнообразны.

В наших лесах типична *веселка обыкновенная* (Phallus impudicus, табл. 47.), привлекающая внимание своим резким, неприятным запахом разлагающейся падали. Запах этот свойствен всем видам порядка фаллюсовых и имеет для них большое биологическое значение, привлекая на расплывающуюся глебу насекомых, которые и переносят таким образом находящиеся в слизи базидиоспоры. Плодовое тело веселки, или фаллюса, вначале имеет вид белого, сероватого или слегка желтоватого шара (или яйца) довольно крупных размеров диаметром до 5—6 *см* на белом мицелиальном тяже. Молодые плодовые тела фаллюса в Западной Европе имеют народное название «чертово яйцо» или «дьяволово яйцо». Внешний слой оболочки перепончатый, внутренний —студенистый. Внутри оболочки дифференцируется бесплодная часть — рецептакул — в виде цилиндрического столбика, полого внутри со стенкой губчатого (пещеристого) строения. На вершине рецептакула обособляется в виде колокола или шляпки спороносная глеба. При созревании рецептакул быстро вытягивается в длину до 30 *см*, разрывая оболочку плодового тела, и поднимает на вершине черно-зеленоватую ячеистую глебу в виде конусовидной шляпки с маленьким диском.

На территории Чехословакии, хотя и редко, встречается разновидность веселки с красным экзоперидием и желтоватым диском на конце шляпки. Глеба вскоре расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую базидиоспоры и стекающую каплями. Выделяющийся при этом запах привлекает мух, разносящих споры. Развитие гриба происходит в течение двух месяцев, а образование плодовых тел — в течение нескольких часов. Веселку обыкновенную применяют в народной медицине как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло». При этом используют внутреннюю слизистую оболочку. Гриб не ядовит, и, по указаниям некоторых авторов, молодой гриб в стадии яйца съедобен и вкусен.

Есть сведения, что веселка обыкновенная (в зависимости от условий произрастания) мо-

жет быть не только сапрофитом, но и микоризообразователем с дубом, буком и некоторыми кустарниками, под которыми она встречается особенно часто, а также паразитом роз и виноградной лозы. Этот гриб широко распространен в лесных зонах почти всех частей света.

Род фаллюс содержит около 20 видов. На территории СССР встречается всего 2, из которых описанный выше наиболее распространен. Другой типично лесной вид — *фаллюс красноватый* (Phallus rubicundus), яркий тропический вид, широко распространенный почти по всем тропикам и субтропикам (Америка, Западная Африка, Мадагаскар). В СССР не встречается. В основном он растет в лесах, хотя встречается иногда и вне их. Молодое плодовое тело яйцевидное, часто с одним мицелиальным тяжем. Оболочка от белой до светло-коричневой; рецептакул высотой до 15 *см*, ножковидный, губчатый, мясо-красный. Глеба оливковая, с сетчатой поверхностью. Можно отметить, что у ряда тропических фаллюсов рецептакул имеет оранжевую окраску.

Другой типично лесной род — *сетконоска*, или *диктиофора* (Dictyophora), почти исключительно тропический. По строению плодового тела он близок к фаллюсу. Характерная особенность диктиофор — наличие и н д у з и я, спускающегося из-под шляпки в виде ажурного «конуса», или «юбочки», до 1/3, половины или даже до конца рецептакула. На территории СССР (Казахстан, Приморский край, юг Сибири) найден всего один вид этого рода — *диктиофора сдвоенная* (Dictyophora duplicata, табл. 47). Из всего рода — это наиболее северный вид, нахождение которого отмечено также в Англии и Дании. Молодые плодовые тела шаровидные или яйцевидные, как у фаллюса, диаметром 4—5 *см*. Они белые, затем светло-коричневые до светло-мясо-коричневых. У основания с белым мицелиальным тяжем. Рецептакул цилиндрический длиной 15—20 *см*, толщиной 2,5—4,5 *см*, с белой или светло-коричневой вольвой у основания. На его вершине шляпковидная глеба, длиной 3—5 *см* и такой же ширины. На ее внешней стороне — сетчатый рельеф из разветвленных и сросшихся ребер. В зрелости шляпка оливково-зеленая. Между шляпкой и верхним концом белого рецептакула прикреплен белый или слабо-ржаво-лососевый сетчатый индузий, который свисает до половины рецептакула. Запах плодового тела неприятный, такой же как и у веселки обыкновенной. Долгое время считали, что источником запаха у фаллюсовых является глеба, и лишь в 1954 г. было установлено, что основной источник запаха — рецептакул, в то время как глеба не имеет запаха. В связи с этим биологическая роль индузия как части рецептакула у рода диктиофора, относящегося к этому же порядку, заключается в увеличении поверхности ткани, издающей запах. Остальные диктиофоры, число которых разными авторами устанавливается поразному (от 4 до 30), исключительно тропические и отличаются контрастными цветами рецептакула, индузия и глебы. Диктиофору сдвоенную, так же как и веселку обыкновенную, применяют в народной медицине.

Типично лесной вид, встречающийся преимущественно в широколиственных лесах на богатой гумусом почве,— *мутинус собачий* (Mutinus caninus, табл. 47). Он растет также в хвойных лесах и среди кустарников, иногда вокруг гниющих стволов деревьев, всегда во влажных местах. Растет гриб обычно группами. Там, где он появился, плодоносит каждый год. В умеренной зоне плодовые тела могут появляться с июня по сентябрь. Молодое плодовое тело мутинуса белое, овальное или яйцевидное, диаметром 3—4 *см*. Белый перидий при созревании разрывается двумя или тремя лопастями и сохраняется у основания плодового тела. Рецептакул, в отличие от веселки, окрашенный, бледно-красновато-оранжевый, длиной 10—15 *см*, в верхней части заострен и переходит в головку. Головка тонкая, не толще основания рецептакула и покрыта слизистой оливковой глебой. Гриб распространен по всей умеренной зоне северного полушария и встречается довольно часто, особенно в ее южной части. В СССР он отмечен в зоне широколиственных лесов, включая Кавказ и Дальний Восток. В лесах США (штаты Каролина, Нью-Джерси, Огайо) распространен *мутинус Равенели* (Mutinus ravenelii) с красным рецептакулом. Этот вид только однажды был найден в Европе в Берлинском ботаническом саду, очевидно, занесенный в виде спор или грибницы вместе с почвой.

Род содержит 10 видов, преимущественно тропических. Например Mutinus bambusinus, распространенный на Яве, в Бразилии и т. д. Рецептакул у него тонкий, заостренный. Стерильная часть рецептакула лососевого цвета, а несущая на вершине оливковую глебу пурпурная. Все виды рода обитают в лесах. Плодовые тела, так же как и у фаллюса, издают неприятный запах падали.

В лесах Закавказья (на территории СССР) изредка встречаются два представителя тропических грибов-цветов, также относящихся к порядку фаллюсовых. Это *решеточник красный* (Clathrus ruber) и *цветохвостник яванский* (Anthurus javanicus). Оба вида тропические. Первый, кроме тропиков, довольно широко известен в Средиземноморье.

Основное отличие решеточника от фаллюса состоит в том, что его спороносная глеба распо-

ложена не снаружи, а внутри рецептакула, имеющего вид решетчатого яйцевидного образования (табл. 47). Молодое плодовое тело решеточника красного, как и всех фаллюсовых, имеет вид белого яйца, оболочка которого затем разрывается звездообразными отгибающимися лопастями. При этом освобождается замкнутое сетчатое куполовидное образование красного цвета. С внутренней его стороны находится темно-оливковая плодущая глеба со спорами, быстро расплывающаяся в слизистую массу. Перидий обычно остается у основания рецептакула.

Цветохвостник яванский сходного строения, но его рецептакул имеет короткую ячеистую полую ножку с остатками перидия у основания. От ножки вверх отходят 3—8 лопастей, сросшихся на вершине, отчего плодовое тело имеет веретеновидную форму. Лопасти вначале белые, а затем розовато-красные. Внутренняя их сторона и бока морщинистые. На этой внутренней стороне лопастей и находится оливковая слизистая глеба (табл. 47). Другой вид — *цветохвостник Аргера* (Anthurus archeri) (табл. 47), отличающийся оранжево-красными лопастями, в зрелости разъединяющимися на вершине и расстилающимися звездообразно, имеет более широкий ареал и встречается не только на гумусной почве и гниющей древесине в лесах, но также на песках в пустыне и полупустыне. В СССР он найден в Казахстане, в Актюбинской области, на песках среди зарослей ив. Вообще этот тропический и субтропический вид встречается чрезвычайно редко и известен из Австралии, Новой Зеландии, Тасмании, с юга Африки и Южной Америки. Однако найден он и в Западной Европе (Великобритания, Франция, Швеция), куда, вероятно, был завезен и акклиматизировался. Такой завоз тропических видов — явление довольно частое. Например, в оранжереях Ботанического института АН СССР в Ленинграде в цветочных кадках появлялись плодовые тела решеточника красного и цветохвостника яванского, завезенные с землей вместе с финиковыми пальмами из Сухуми. Также с землей был завезен решеточник красный в оранжереи города Горно-Алтайска в Сибири. При благоприятных условиях в таких случаях возможна и акклиматизация, а следовательно, возникновение нового местообитания для грибов.

Роды решеточник и цветохвостник небольшие (по 3—7 видов). Кроме Phallus impuducus, съедобными в различных районах считаются мутинус Равенели, близкий к мутинусу собачьему. Несмотря на их непривлекательный вид, они считаются вкусными.

Еще более часто, чем фаллюсовые, встречаются в лесах несколько менее влаголюбивые грибы порядка дождевиковых. Хотя фаллюсовые— это типичнейшие обитатели лесов, но встречаются они обычно изредка и чаще одиночными экземплярами, дождевиковые же — часто и в больших количествах. Но среди последних мало видов, которые бы росли только в лесах и не выходили на открытые пространства. В основном они обитают и в лесу, и на лугах, и в полях.

Самый большой род — дождевик — содержит около 50 видов, в основном космополитных. Их можно найти и в тропиках, и в умеренной зоне почти на всех континентах. Выше были описаны виды этого рода, обитающие в лесах на гниющей древесине.

Наиболее обычный лесной почвенный вид — *дождевик шиповатый* (Lycoperdon perlatum). Его белые шаровидные или грушевидные плодовые тела часто встречаются среди деревьев и на лесных полянах (табл. 49). Растет он и на лугах. Относится к малоизвестным съедобным грибам. Съедобен в молодом возрасте и по вкусу похож на шампиньон, а его белая рыхлая мякоть вполне может заменить пластырь при несчастном случае, так как, находясь под перидием, она стерильна. Плодовое тело дождевика шиповатого формируется на плотных мицелиальных шнурах. Оболочка (перидий) двухслойная: есть экзоперидий и эндоперидий. Экзоперидий расположен на эндоперидии группами в виде шипов или бородавочек. При этом один большой шип окружен группой более мелких. Вначале белая или сероватая внутренняя часть плодового тела (глеба) по мере созревания разделяется на камеры, выстланные гимением. Он состоит из округлых, коротких часто неправильной формы базидий, на которых формируются на длинных стеригмах базидиоспоры. При созревании базидии и бесплодные участки глебы разрушаются. Внутри перидия остаются лишь темно-оливковые базидиоспоры и волокна — капиллиций, разрыхляющий массу спор. При полном созревании плодового тела эндоперидий на вершине разрывается и плодовое тело «пылит» при малейшем сотрясении — из него высыпаются базидиоспоры. С момента, когда его белая мякоть начинает желтеть, он уже несъедобен.

Другой типично почвенный гриб, растущий среди опавших листьев в лесу, а также выходящий на луга,— *дождевик пустошевый маленький* (L. pusillum). Это также космополитный вид, но не идущий далеко на север. Для СССР его северная граница проходит по линии Калининград — Пермь. Он встречается почти по всей Европе от Великобритании до Италии, в Азии (Средняя Азия, Китай, Индия), на островах Малайского архипелага, в Северной и Южной Америке, Африке. Неизвестен он только для Австралии, Новой Зеландии и Тасмании. Пло-

довое тело шаровидное, диаметром 1,5—2 *см*, с длинным мицелиальным корневидным тяжем. Экзоперидий белый, мучнистый, позже коричневато-охряный, мелкочешуйчатый. Чешуйки быстро слущиваются. Эндоперидий охряно-коричневый, гладкий, блестящий, открывается на вершине неправильным отверстием.

Из других видов дождевиков нужно упомянуть широко встречающиеся на почве, мертвой древесине и валежнике в лесу *дождевик умбровый* (L. umbrinum), распространенный по всему северному полушарию, и *дождевик мягкий* (L. molle), растущий в Европе, Северной Америке, Северной Африке.

Первый — чаще в хвойных (еловых), реже лиственных лесах. Плодовое тело этого гриба имеет грушевидную форму, ножка его кончается, мицелиальным тяжем. Экзоперидий коричневый, клейкий, с темно-коричневыми тоненькими шипиками, соединяющимися группами в густо расположенные пирамидки. Эндоперидий оливково-коричневый, реже медно-красный, гладкий, открывается зубчатым отверстием на вершине. Гриб изменчив по окраске и форме.

Дождевик мягкий (L. molle) имеет сдавленно-округлое тело диаметром 3—4 *см* с суживающейся к основанию ножковидной частью. Экзоперидий бурый, шиповатый. Эндоперидий светло-коричневый, мягкий. В глебе хорошо развита стерильная колонка. Встречается на почве, гнилой древесине, опавших шишках в хвойных и лиственных лесах. В Казахстане доходит до высокогорий.

На замшелых стволах и камнях в лесах на Кавказе и в Южной Европе (Средиземноморье) встречается самый маленький из известных видов этого рода — *дождевик заостренный* (Lycoperdon acuminatum). Отмечен он недавно и в Северной Америке. Иногда его рассматривают как разновидность дождевика грушевидного. Плодовое тело удлиненно-яйцевидное, заостренное кверху, длиной 2 *см* и шириной около 0,7 *см*, на хорошо развитых мицелиальных тяжах. Экзоперидий слегка бородавчатый, реже мелкошиповатый, вначале белый, затем коричневый. Эндоперидий тонкокожистый, мягкий. Стерильный столбик в глебе едва различим. Молодые дождевики не только съедобны, но и являются еще грибом-пластырем. Его белая сердцевина, рыхлая как вата, хорошо останавливает кровь. А так как она находится внутри гриба, под ее оболочкой, то она стерильна и поэтому ее можно спокойно приложить к ране.

Грибы рода *головач*, или *кальвация* (Calvatia), тоже обитают на почве в лесах. Головачи относятся к тому же порядку дождевиковых и отличаются от дождевиков тем, что эндоперидий в верхней части полностью разрушается и плодовое тело кальваций приобретает чашеобразную форму.

Род насчитывает около 10 видов, в основном космополитов. Один из видов найден за полярным кругом — на острове Шпицберген. Это самая северная точка местонахождения гастеромицетов. Плодовые тела головачей овальные, шаровидные или чаще обратногрушевидные, переходящие в складчато-бороздчатую ложную «ножку», заполненную неспороносящей тканью — субглебой. Незрелая глеба почти всегда белая; зрелая — распыляющаяся, разнообразно окрашенная: охряная, бурая, лиловая, коричневая, пурпурная, оливковая и т. д. Экзоперидий бородавчатый или гладкий, слущивающийся или опадающий струпьями. Эндоперидий гладкий, перепончатый.

Специфически лесных видов, произрастающих только в лесах и не выходящих на открытые пространства (луга, поля), здесь почти нет. Например, *головач чешуеносный* (Calvatia lepidophora), растущий у нас в лесах Армении, Приморского края, встречается также в южных степях и полупустынях СССР. Плодовое тело его округлое, сверху приплюснутое, диаметром 3—6 *см*. Экзоперидий толстый, серовато-бурого оттенка, в верхней части покрытый бородавками, вросшими в ткань, к основанию складчатый, голый, светлеющий до желто-бурого. Эндоперидий тонкий. Глеба серо-оливковая.

Другой вид — *головач продолговатый* (C. excipuliformis) также обитает и в лесах и на открытых пространствах (табл. 48). Растет он одиночно или группами на опушках лиственных и хвойных лесов, на полях и в степях. Съедобен в молодом возрасте. Плодовое тело обратногрушевидное, булавовидное, с хорошо заметной вытянутой в ножку частью. Экзоперидий белый, позже коричневатый, со щетинистыми бородавками, собранными в конусы. Эндоперидий тонкий. Глеба зеленовато-желтая или охряно-коричневая.

Головач пузыревидный (C. utriformis) имеет те же места обитания. Плодовые тела крупные, широкогрушевидные, высотой 5—16 *см* и шириной 4—16 *см*. Основание плодового тела стерильное, слабо развитое или вытянутое в ножку. Экзоперидий вначале белый, позже серо-коричневый, губчато-войлочный или бородавчатый, быстро исчезающий. Эндоперидий в виде грубой бумаги, серо-коричневый, слабоблестящий. Зрелое плодовое тело после разрушения верхней половины эндоперидия имеет вид кубка или чаши, наполненной массой спор с капиллицием. Молодой гриб съедобен. Молодую (еще белую) глебу этого головача и лугового *головача лилового* (C. lilacina) многие народы употребляют как стерильное кровоостанавливающее средство при различных ранениях.

Очень близок к головачу род *лангерманния* (Langermannia). Гриб *лангерманния гигантская* (L. gigantea) встречается в основном в лиственных лесах и иногда на открытых местах (полях, лугах), на почве, обычно среди травы. Имеет очень крупное, часто диаметром более 50 *см*, плодовое тело, шаровидное, сидячее, без «ножки» (табл. 46). Масса плодового тела у отдельных экземпляров достигает 20 *кг*. Молодой гриб съедобен и считается одним из наиболее вкусных среди дождевиковых. В литературе он известен под названием головача гигантского. Экзоперидий тонкий, как бумага, быстро растрескивается на неправильные участки и исчезает. Эндоперидий, прикрывающий глебу, довольно толстый, при созревании плодового тела растрескивается на неправильные куски и отпадает. Плодовое тело вначале белое, затем постепенно буреет, как и у кальваций. Гриб широко распространен, но чаще встречается в умеренном поясе. Интересно отметить, что он встречается изредка, одиночными экземплярами. При этом, появившись в каком-либо месте, он может или совсем исчезнуть, или не появляться в течение очень длительного времени. Такие виды называют «метеорными». Для территории СССР этот вид отмечен в Средней Азии, Закавказье (Армения), европейской части, заходя в Карелию, на Дальнем Востоке (в Приморском и Хабаровском краях), в Сибири (Красноярский край). Водные экстракты плодового тела и культур этого гриба, полученных из базидиоспор, обладают высокой противоопухолевой активностью по отношению к саркоме мышей.

Выделенное из гриба антибиотическое вещество получило название к а л ь в а ц и н. Он активен против 13 из 24 изученных различных опухолей. Содержание кальвацина в плодовых телах лангерманнии гигантской очень мало: из 680 *кг* свежих грибов выделен 1 *кг* кальвацина. Обнаружен он и у видов рода кальвация. Очевидно, именно наличием антибиотического вещества можно объяснить использование лангерманнии гигантской в Западном Суссексе (Великобритания) в народной медицине при лечении оспы, крапивницы и ларингита. Имеются указания, что лангерманния гигантская и головач пузыревидный обладают анастезирующим свойством, подобным хлороформу.

В тропической Азии и Африке (Южная Сахара) растет *лангерманния Вальберга* (Langermannia walbergii), плодовое тело которой в диаметре превышает 15 *см*. От рода головач (кальвация) род лангерманния отличается тем, что у него глеба не отделяется перегородкой от стерильного основания.

Близок к головачам и род *бовиста* (Bovista), или *порховка*. Эндоперидий у порховки раскрывается отверстием или щелью на вершине. Экзоперидий рано слущивается, и плодовое тело при созревании отрывается от мицелиальных тяжей, лежит свободно на субстрате. Род космополитный, распространен от субарктической зоны до тропиков, содержит около 8 видов, преимущественно растущих на открытых местах и реже в лесах. Для данного рода нужно отметить захождение некоторых его видов далеко на север — в тундру и лесотундру. Таковы *порховка укореняющаяся* (Bovista radicata) и *порховка чернеющая* (B. nigrescens). Последний вид — обычный обитатель лесов средних широт.

Порховка чернеющая (B. nigrescens) известна для Европы и Азии (табл. 49). Растет всегда среди травы. Кроме лесов, растет на полях, лугах, пастбищах. Известна под названием «заячья картошка» и съедобна, когда плодовые тела молодые и глеба еще белого цвета. Плодовое тело округлое, шаровидное, сверху немного приплюснутое, диаметром 3—6 *см*. Экзоперидий перепончатый, белый, быстро исчезающий. Эндоперидий вначале светлый, позже черноватый или черно-бурый, тонкий, жесткий, блестящий, открывающийся неправильными отверстиями с зубчатым краем. Глеба мягкая, вначале белая, позже охряная или оливковая, при полной зрелости пурпурно-коричневая.

В лесах Северной Америки распространен другой вид порховки — B. pila, найденный у нас в лесотундре Якутии. Этот гриб имеет шаровидное плодовое тело диаметром 4—5 *см*, в молодости с белым экзоперидием, распадающимся к зрелости на чешуйки или зерна. Эндоперидий эластичный, прочный, гладкий, блестящий, черно-каштановый, открывающийся одним отверстием на вершине.

На открытых местах в лесной зоне растет *порховка свинцово-серая* (Bovista plumbea). Она известна также в горах Средней Азии в лесах из тяньшаньской ели, в яблоневых и ореховых лесах, а также на высокогорных альпийских лугах Кавказа.

Типичные лесные обитатели, часто приуроченные к определенному типу почвы (песчаной, глинистой, известковой),— грибы рода *звездовик* (Geastrum) из порядка дождевиковых (рис. 196). Их называют еще земляными звездочками за своеобразную форму зрелого плодового тела. Молодое плодовое тело у них шаровидное, закрытое. Экзоперидий трехслойный. Он разрывается сверху вниз на 4—12 неравных остроконечных лопастей, отгибающихся вниз или расстилающихся звездообразно. У некоторых видов экзоперидий не только разрывается звездообразно, но расслаивается на 2 слоя, из которых внутренний выворачивается наизнанку, оставаясь соединенным на концах лопастей с наружным слоем. Глеба, одетая эндоперидием, поднимается кверху, как бы на ножках

(рис. 196). Это типично для *звездовика сводчатого* (Geastrum fornicatum), распространенного в лесах Европы, Северной Америки, Индии, Африки, Австралии. На территории СССР он встречается на Украине и Северном Кавказе. Глеба у земляных звездочек шаровидная, покрытая тонким эндоперидием, который может образовывать маленькую ножку, расширенную в основании. В этом случае глеба уже не сидячая, а приподнимается на небольшой ножке. У вершины глебы эндоперидий разрывается одним отверстием. Отверстие часто имеет перистому — хоботок.

Род звездовик содержит около 50 видов, все они почвенные сапрофиты и несъедобны. В средних широтах в июле — августе в хвойных и лиственных лесах на песчаной и глинистой почвах среди травы растет *звездовик увенчанный* (G. coronatum). Экзоперидий у него кожистый, к зрелости разрывается на 10—17 серо-коричневых толстых лопастей, образующих звездообразное основание, на котором расположена шаровидная пурпурно-коричневая глеба, с волокнистым хоботком на вершине.

К песчаным почвам лиственных и хвойных лесов приурочен *звездовик четырехлопастный* (G. quadrifidum). Его экзоперидий разрывается чаще на 4, реже на 4—8 неравных остроконечных лопастей, отгибающихся вниз, отчего все плодовое тело поднимается вверх на лопастях, как на ножках.

На известковых почвах по опушкам лесов, лесным полянам, а также и в степях растет *звездовик мелкий* (G. minimum) с плодовыми телами 0,3—2 *см* диаметром, экзоперидий которого разрывается на 8—9 остроконечных лопастей. Эндоперидий, покрывающий глебу, книзу суживается в цилиндрическую ножку (1—1,5 *мм* длиной и 0,8—1 *мм* толщиной). На вершине — отверстие с конусовидным хоботком. В лесах Европы, а также в горных лесах Средней Азии изредка встречается *звездовик черноголовый* (Trichaster melanocephalum, табл. 48). Так же как и дождевик гигантский, его можно отнести к числу «метеорных» видов. Отмечают, что этот вид не распространен далеко на север. В Западной Европе он известен только в Венгрии, ГДР, ФРГ, Австрии, Швейцарии. На европейской территории СССР заходит на север не дальше Московской области.

Другой вид — *звездовик гребенчатый* (G. pectinatum), наоборот, найден далеко на севере — за полярным кругом, в Скандинавии.

Именно в порядке дождевиковых содержится большая часть съедобных гастеромицетов. Исследователи отмечают, что грибы из родов дождевик и головач (кальвация) очень мягкие и с нежным приятным вкусом. Вкус их похож на жареные мозги. Собирают их только тогда, когда они молодые и совершенно белые внутри, легко разрезаются на тонкие кусочки. При этом наружную оболочку и стерильное основание отделяют.

Род *склеродерма* (Scleroderma) из порядка ложнодождевиковые (Sclerodermatales) растет в лесах, преимущественно по опушкам, часто в степных лесопосадках, на лугах, на почве. Иногда плодовые тела закладываются как подземные, позже выходят на поверхность. Считают, что многие грибы этого рода — микоризообразователи. В отличие от внешне сходных родов дождевик, порховка, головач, род склеродерма объединяет те грибы, у которых перидий однослойный, плотный, кожистый, обычно чешуйчатый или бородавчатый, а глеба жесткая, образующая к зрелости порошок спор.

Род содержит около 60 видов, в основном космополитов. Наиболее широко распространен *ложнодождевик обыкновенный* (Scleroderma aurantium). Плодовое тело его клубневидное, диаметром 3—8 *см*, без ножки, с толстой плотнокожистой, бородавчатой или чешуйчатой, реже трещиноватой оболочкой, бело-желтоватой или охристой. Глеба сначала желтовато-белая, затем фиолетово-черная, в зрелости оливково-серая с беловатыми прожилками, т. е. имеет на разрезе как бы мраморный рисунок, чем отличается от настоящих дождевиков рода Lycoperdon (табл. 50). Глеба долго остается плотной. При полном созревании распадается на сероватo-желтые стерильные участки и оливково-черные споры. Растет в августе — сентябре, кроме лесов, в садах. Капиллиций отсутствует. Обладает своеобразным пряным запахом, несъедобен. В больших количествах ядовит и вызывает отравление, сопровождающееся головокружением, болезненными спазмами желудка и т. п. Известный русский миколог А. А. Ячевский указывал, что ложнодождевики в молодом возрасте до созревания спор часто употреблялись для подделки трюфелей, с которыми не имели ничего общего ни с ботанической, ни с кулинарной стороны.

Очень обычен в сухих сосновых лесах на песчаной почве, на вырубках, опушках и близ дорог *ложнодождевик бородавчатый* (Scleroderma verrucosum). По форме и размерам он близок к ложнодождевику обыкновенному, но отличается более толстой, грубой, пробково-кожистой, иногда почти деревянистой оболочкой (она чешуйчатая, а потом сверху растрескивается). Глеба сначала белая с желтыми прожилками, а потом серо-коричневая или оливковая.

Другой близкий к склеродерме род — *красноустка* (Calostoma) — отличается плодовыми телами с двухслойным перидием, наличием ножки и тем, что эндоперидий раскрывается на вершине звездообразным отверстием, окруженным

красной каймой. В роде около 20 видов. Он известен из лесов Америки (в основном с юга США), Шри Ланка, Индии, Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. В южных районах Европы обнаружены пока 2 вида: *красноустка кирпично-красная* (Calostoma cinnabarina) и *красноустка желтая* (C. lutescens).

В СССР найдена *красноустка кирпично-красная* (C. cinnabarina) на юге Приморского края. Растет на почве в дубняках. Плодовое тело клубневидное, диаметром 1,5—2 *см*, светло-бурое, наверху с отверстием, окруженным красным звездообразным выростом эндоперидия, иногда с неправильно расположенными лучами (табл. 50). У основания плодового тела видны мицелиальные тяжи. Несъедобен.

В сухих лесах на каменистой почве растет *звездчатка гигрометрическая* (Astraeus hygrometricus). Это вид космополитный, распространен почти по всей лесной зоне земного шара, заходит он в степи и пустыни. Плодовое тело гриба вначале округлое, одетое четырехслойной оболочкой, диаметром 2,5—6,5 *см*. Экзоперидий кожистый, разрывается сверху вниз на 8—10 (иногда до 20) неравных остроконечных лопастей, которые или отгибаются вниз, или расстилаются звездообразно. Приплюснутая глеба одета вначале белым, а затем чернеющим эндоперидием, который открывается на вершине щелью, а из нее высыпаются коричневые бородавчатые споры. Лопасти экзоперидия при изменении влажности слегка изгибаются, то прикрывая, то открывая глебу, одетую эндоперидием (табл. 50). Отсюда и название гриба.

В Северной Америке растет *звездчатка крыловидная* (A. pteridis), раскрытое плодовое тело которой достигает диаметра 22,5 *см*. Это огромная земляная звездочка.

ПОДЗЕМНЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ

Кроме напочвенных, в лесах растут и гастеромицеты с подземными плодовыми телами. Вообще гастеромицеты с подземными плодовыми телами произрастают почти исключительно в лесах. В основном это представители порядков: гименогастровые (Hymenogastrales), гистерангиевые (Hysterangiales), меланогастровые (Melanogastrales). Некоторые из них — паразиты, как упомянутые выше ризопогон паразитный, но большинство — почвенные сапрофиты и, вероятно, часть из них — микоризообразователи. У ризопогона (порядок гименогастровые) округлое, почко- или клубневидное подземное плодовое тело, покрытое многочисленными мицелиальными тяжами. Перидий буро-оливковых тонов. Глеба зеленовато-желтая, зрелая — мягкая и расплывающаяся. Род *ризопогон* (Rhizopogon) объединяет около 40 видов.

Один из космополитных видов, произрастающий почти во всех частях света, *ризопогон желтоватый* (Rhizopogon luteolus) имеет съедобные плодовые тела (табл. 50). Растет он в лесах на супесчаных почвах, обычно на небольшой глубине или реже почти выходит на поверхность. Плодоносит ризопогон в умеренной зоне с июля по октябрь. Плодовое тело неправильно клубневидное или округлое, диаметром до 4 *см*. Перидий на воздухе матово-грязно-желтый, покрыт многочисленными разветвленными коричневыми мицелиальными тяжами. При созревании перидий растрескивается. Другой вид — *трюфель краснеющий* (Rhizopogon roseolus) — носит не совсем точное название, так как не относится к настоящим трюфелевым грибам из класса аскомицетов. Свое название гриб получил за сходство с клубневидными подземными плодовыми телами настоящих трюфелей, так как плодовые тела трюфеля краснеющего формируются в таких же условиях, как у трюфеля настоящего. Трюфель краснеющий растет в сосновых и смешанных лесах, обычно гнездами; в молодом возрасте съедобен и вкусен (табл. 50). Плодовое тело сначала развивается в верхнем слое почвы, а затем выходит на поверхность. Оно имеет диаметр 2—5 *см*, сначала белое, затем желтоватое или буроватое; на воздухе и от прикосновения краснеет или розовеет. В СССР встречается в Приморском крае.

Близкий род с подземными плодовыми телами из того же порядка — *октавиания* (Octaviania) — отличается отсутствием на перидии корневидных мицелиальных тяжей. Глеба при созревании желатинизируется. Род имеет около 50 видов. *Октавиания Стефенса* (Octaviania stephensii) обитает в почвах смешанных лесов Европы, плодонося с августа по сентябрь. Плодовые тела красновато-бурые, с морщинистой поверхностью; диаметром 0,5—2 *см*.

Встречается в лесах Европы и *гименогастер бородавчатый* (Hymenogaster verrucosum). Плодовые тела гименогастера тоже подземные и клубневидные, имеют стерильное основание, не несущее спор. Эти плодовые тела мелкие, диаметром 0,5—1 *см*, светло-серые, затем желтые, а сухие — коричневые. Обитает гриб под сосной, елью, березой, дубом и, возможно, образует микоризу с этими древесными породами. По указаниям ряда авторов (С. Р. Ш в а р ц м а н и др., 1970), некоторые грибы из порядка гименогастровых имеют приятный вкус и их употребляют в пищу в Великобритании и Японии. В Японии их даже консервируют и продают в магазинах больших городов.

Подземные виды порядка гистерангиевых встречаются преимущественно в лиственных

Рис. 201. Фаллогастер мешковидный (Phallogaster saccatus).

лесах умеренной зоны Европы и Америки. Их плодовые тела также клубневидные или округлые. Консистенция перидия и глебы хрящеватая или студенистая.

Гистерангиум почковидный (H. nephriticum) имеет округлое, приплюснутое тело, белое, покрытое мелкими ворсинками или щетинками. Молодая глеба слегка розовая, зрелая — серовато-зеленоватая.

Фаллогастер мешковидный (Phallogaster saccatus) — единственный вид рода фаллогастер. Он известен из лесов Северной Америки и Новой Зеландии. В Европе найден в Австрии и Чехословакии (в горных лесах). Плодовое тело наземное, диаметром 3—5 *см*, грушевидное или полушаровидное (рис. 201). Зрелое плодовое тело имеет в нижней части стерильное основание, которое проникает в глебу, как столбик, изредка выступающий наружу внизу плодового тела в виде короткой ножки. Такое плодовое тело немного напоминает фаллюс. Это ножковидное основание позже разрушается. Перидий гладкий, белый, затем с темными пятнами, неправильно продырявленный. Наличием ножковидного основания фаллогастер отличается от гистерангиума (рис. 201).

Интересны съедобные виды рода *меланогастер* (Melanogaster) из порядка меланогастровых. Плодовые тела его развиваются на почве под слоем опавших листьев или неглубоко в почве, обычно в лиственных лесах. Они шаровидные или неправильно клубневидные, у основания с хорошо развитыми мицелиальными тяжами. Перидий однослойный, гладкий или слегка войлочный. Глеба молодая — сочномясистая, зрелая — плотная, не распадающаяся в порошок, что связано с распространением спор этих грибов с экскрементами животных, поедающих их. В роде 14 видов, из которых 11 обитают в Европе.

Меланогастер сомнительный (Melanogaster ambiguus) наиболее часто встречается в дубовых и грабовых лесах с мая по октябрь. Плодовые тела его диаметром 1—3 *см*, вначале серо-коричневые, затем черно-коричневые. Запах зрелых плодовых тел напоминает запах пестреца или чеснока. Вкус слегка пряный, приятный. Гриб — космополит. Найден, кроме Европы и Северной Америки, в Южной Африке, Индии, Новой Зеландии.

Меланогастер бромейянус (Melanogaster broomeianus) встречается в лиственных лесах умеренной зоны Европы и Северной Америки. Он имеет более крупные плодовые тела диаметром 1,5—8 *см*. Перидий коричневый, глеба черная или красно-черная. Подсыхающие зрелые плодовые тела обладают приятным фруктовым запахом.

Считается, что виды родов ризопогон, гименогастер и меланогастер образуют микоризу с корнями хвойных и лиственных пород, под которыми они произрастают.

ПОЧВЕННЫЕ ГАСТЕРОМИЦЕТЫ ОТКРЫТЫХ ПРОСТРАНСТВ

Следующая экологическая группа, охватывающая самое большое число видов гастеромицетов, — это почвенные сапрофиты открытых пространств: лугов, степей, полупустынь и пустынь. Каждая из этих зон имеет свои специфические виды гастеромицетов.

Гастеромицетная флора лугов смешанная. Здесь часто встречаются те же виды, что обитают на почве в лесу, например *дождевик шиповатый* (Lycoperdon perlatum), и сравнительно небольшое число видов, растущих только на лугах (табл. 49).

Головач пузыревидный (Calvatia utriformis) распространен по всей территории СССР, в Европе, Северной Америке, Индии, Новой Зеландии. Плодовое тело круглого головача округлое, диаметром 6—15 *см*, к основанию несколько суженное. Молодые плодовые тела белые, покрытые двухслойной оболочкой, а зрелые — серовато-буроватые или коричневые. Поверхностный слой состоит из плоских чешуек, отпадающих у зрелых грибов. Гриб малоизвестен, но съедобен (употребляют в пищу только молодые особи).

На лугах различных растительных зон растет, поднимаясь в горы до альпийских лугов, *головач лиловый* (Calvatia lilacina). Плодовое тело у него крупное, яйцевидное или обратно-

грушевидное, с тупым толстым основанием. Оно высотой до 10 *см* и толщиной 7—8 *см*. В зрелом состоянии плодовое тело разрушается и остается только основание в виде открытой чаши, откуда ветром сдуваются споры. Глеба пурпурно-лиловая, отчего гриб и получил свое видовое название. Гриб космополитный. Волокнистую глебу головача лилового, как и *головача пузыревидного* (Calvatia utriformis), индейцы Мексики и некоторые племена Центральной Африки используют для остановки кровотечения.

Растут на лугах и *порховка чернеющая* (Bovista nigrescens), описанная в лесной зоне, а также более характерная для лугов *порховка свинцово-серая* (B. plumbea). Она поселяется на полянах, пустошах, лугах. Эта порховка относится к малоизвестным съедобным грибам, и употребляют ее только в молодом и свежем виде. Плодовое тело небольшое, диаметром 1,5—3,5 *см*, шаровидное. Покрыто двухслойной оболочкой. Наружный ее слой у молодых грибов мясистый, гладкий, белый, но к зрелости исчезает. Внутренний слой тонкий, сухой, пергаментообразный, свинцово-серый. В зрелости он имеет на вершине отверстие, через которое высыпаются (пылят) при надавливании или сотрясении бурые споры («чертов табак»). Луговым видом является и *ложнодождевик обыкновенный* (Scleroderma aurantium), поселяющийся также на полянах, лесных опушках. Он описан выше, во флоре гастеромицетов лесов (табл. 50).

Особенно богаты видами гастеромицеты степи. Здесь встречаются те же виды, что и на лугах, а также свои, специфичные. Из дождевиков здесь нужно отметить *дождевик полевой* (Vascellum pratense), растущий среди травы. Он очень близок к роду Lycoperdon, но отличается тем, что спороносная глеба отделена от стерильного основания плодового тела пленчатой перегородкой. Плодовое тело этого вида обратноконическое, сверху сдавленное, книзу немного суживающееся. Экзоперидий белый или светло-желтоватый. Сначала он шиповатый, а затем мучнистый. Эндоперидий тонкий, коричневый, гладкий, а у старых плодовых тел он серый, блестящий. Он открывается отверстием на вершине, которое постепенно увеличивается, и затем вся глеба разрушается. Остается стерильное основание. Гриб съедобный. Отмечают, что, поджаренный, он по вкусу напоминает жареное мясо. Вид практически космополитный.

Из *порховок* (Bovista) в степях растут *порховка пустошевая* (Bovista pusilla) с небольшими, диаметром 0,8—2,5 *см*, шаровидными, сплюснутыми или слабогрушевидными плодовыми телами, с серым мицелиальным тяжем у основания. Экзоперидий сначала гладкий, кремово-белый, а затем мелкозернистый, серо-коричневый. Иногда в нижней части плодового тела он становится оранжевым. Эндоперидий тонкий, как бумага, серо-коричневый, матовый. Вид космополитный.

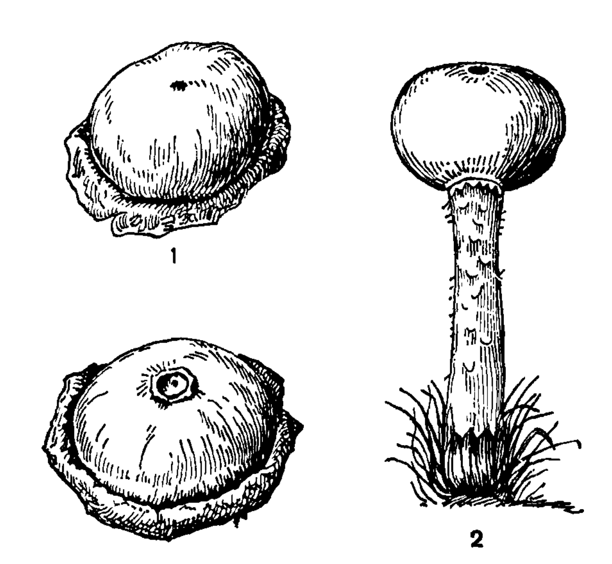


Рис. 202. Гастеромицеты:

1 — дисциседа (тарелочница) порховидная (Disciseda bovista); 2 — тулостома влагалищная (Tulostoma volvulatum).

Другой степной гриб — *порховка укореняющаяся* (B. radicata), более крупная, диаметром 4—7 *см*. Плодовое тело шаровидное или яйцевидное, суженное к основанию, складчатое. Перидий также двухслойный. Экзоперидий толстый, сначала белый, шероховатый, затем коричнево-оливковый. Он растрескивается на неправильные чешуйчатые кусочки, которые по краю отстают и отпадают. Эндоперидий, как бумага, гладкий, бурый, но, в отличие от предыдущего вида, с серебристым отливом.

К степным видам относят и *головач белый* (Calvatia candida). Он растет на лугах, часто встречается в пустынях и полупустынях. Головач белый, кроме территории СССР, известен только в Средней Европе и неизвестен в Америке, Африке, Австралии.

В степях встречаются виды рода *дисциседа*, или тарелочница (Disciseda). Этот род насчитывает около 15 видов, которые распространены в ксерофитных (засушливых) условиях сухих степей, пустынь и полупустынь. Плодовые тела у дисцисед в основном шаровидноприплюснутые. Экзоперидий толстый, разрывается горизонтально. Верхняя его часть исчезает, а нижняя сохраняется в виде тарелочки (рис. 202).

В СССР в степях на песчаной почве широко распространена *дисциседа белая* (Disciseda candida). Плодовое тело гриба шаровидное диаметром до 2 *см*. Экзоперидий толстый, в верхней

части исчезает, а в нижней сохраняется в виде тарелочки с прилипшими комочками почвы. Эндоперидий белый, пергаментной консистенции и открывается округлым отверстием. Между экзоперидием и эндоперидием имеется желатинированный слой. Наличие этого студенистого слоя характерно для многих степных и пустынных видов. Этот слой защищает внутреннюю спорообразующую часть молодого плодового тела от неблагоприятных условий, в первую очередь от высыхания.

Интересен степной, тоже широко распространенный вид — *миценаструм толстокожий* (Mycenastrum corium), съедобный в молодом возрасте. Вкус его сравнивают с жареным мясом (табл. 50). Плодовые тела чаще шаровидные, диаметром 2—10 *см*, сидячие, у основания сначала с мицелиальными тяжами, а затем просто с бугорком на этом месте. Экзоперидий тонкий, светло-серый. Он растрескивается на чешуйки и опадает. Эндоперидий толстый, сначала мясистый, упругий, белый, затем кожистый, твердый, шоколадно-коричневый. Он растрескивается на неправильные отпадающие куски или на звездообразные лопасти, отгибающиеся вниз. Глеба при созревании распадается на оливково-коричневый порошок.

Обитатели песчаных степей — *мириостома шейковидная* (Myriostoma coliforme) с многочисленными отверстиями в эндоперидии (табл. 48) и ее близкие родственники — виды рода *звездовиков* (Geastrum) с одним отверстием в эндоперидии (рис. 196). Это *звездовик маленький* (G. minimum) с очень мелкими плодовыми телами, диаметром 0,3 — 2 *см*, *звездовик коричнево-каштановый* (G. badium), *звездовик карликовый* (G. nanum) с плодовыми телами диаметром 0,5—3 *см*, *звездовик полевой* (G. campester). Это в основном обитатели степей умеренной зоны.

В СССР в степях Сибири (Алтай, Хакассия, Новосибирская область, Забайкалье) и в степях Северной Монголии распространен *звездовик цветковидный* (G. floriforme). Его распространение — степные зоны Европы, Азии, Северной Америки, Южной Африки, Новой Зеландии. Вид отличается большой вариабильностью в размерах и форме лопастей плодового тела. Для степей и полупустынь также характерна и описанная выше звездчатка гигрометрическая (Astraeus hygrometricus, табл. 50).

Следует отметить, что если перечисленные степные виды встречаются иногда в лесной зоне на лугах и лесных полянах, то там они растут рассеянно, по отдельным участкам, единичными экземплярами. В степи же они произрастают вместе, встречаясь часто большими группами, что делает их характерными для этой зоны.

Порядок *тулостомовых* (Tulostomatales) включает в основном степные и пустынные виды. Для них характерно в зрелости наличие хорошо развитой деревянисто-волокнистой ножки, на вершине которой дифференцируется расширенная головка.

Необходимо отметить, что значительное число степных и пустынных видов гастеромицетов из порядка тулостомовых, например роды *тулостома* (Tulostoma), *баттарея* (Battarea), *феллориния* (Phellorinia), а также роды *монтанея* (Montagnea) и *подаксис* (Podaxis) из порядка *подаксовых* (Podaxales) образуют более или менее высокую ножку, превышающую в 2—6 раз диаметр спороносящей части и достигающую 30—42 *см* высоты. Такая ножка выносит спороносящую глебу на более или менее значительную высоту над поверхностью почвы, что является приспособлением для лучшего рассеивания спор на открытых пространствах степей и пустынь. Из других приспособлений к ксерофитным условиям нужно отметить строение перидия, который у большинства степных и пустынных форм гастеромицетов достигает значительной толщины (головач, миценаструм, феллориния, баттарея). Он так же, как и наличие у ряда видов (дисциседа, тулостома) желатинозного слоя, хорошо защищает спороносящую часть от иссушающего действия ветров и высокой температуры. Все эти приспособительные черты к перенесению засушливых условий в той или иной степени выражены и встречаются у большинства степных, пустынных или полупустынных видов.

Сетчатоголовик вытянутый (Dictyocephalos attenuatus) — типичный степной представитель порядка тулостомовых. Молодое плодовое тело шаровидное или яйцевидное, у основания с 1—2 мицелиальными тяжами. Экзоперидий сначала мясистый или даже желатинозный, предохраняющий глебу от пересыхания. Затем он становится жестким, на нем развиваются хрящеватые чешуйки или пирамидальные наросты, которые отпадают и оставляют на эндоперидии, прикрывающем головку, четкие следы в виде сетки, откуда и название рода. После разрыва экзоперидия плодовое тело вытягивается и несет сетчатую головку на хорошо развитой ножке. У основания ножки остатки экзоперидия образуют влагалище (в о л ь в у). Сама ножка цилиндрическая, сначала мясистая, а затем твердая, деревянистая, глубоко бороздчатая. Окраска зрелого плодового тела светло-рыже-коричневая. Гриб имеет очень характерный, сильный запах селедки (от триметиламина). На территории СССР он встречается в солончаковых степях Казахстана. Известен он также из Северной Африки и Северной Америки. Это единственный вид рода сетчатоголовик.

Более многочислен в этом порядке род *тулостома* (Tulostoma), объединяющий 70—90 видов. Плодовые тела у этих грибов сначала шаровидные. Экзоперидий рано разрывается и остается в виде влагалища у основания ножки или в виде воротничка у основания головки. После его разрыва образуется плодовое тело с хорошо развитой ножкой и головкой на ее вершине. Головка шаровидная, одета тонким гладким эндоперидием, который раскрывается на вершине отверстием.

К степным видам этого рода относится и *тулостома зимняя* (Tulostoma brumale), получившая свое название, вероятно, потому, что ее деревянистые плодовые тела, и особенно ножки, сохраняют свою форму зимой до следующей весны, когда они уже окончательно отмирают. Растет она в песчаных степях. Ножка цилиндрическая, длиной 3—6 *см*, желтоватая или бурая, полая. Головка диаметром до 4 *см*. Эндоперидий, одевающий головку, перепончатый, беловато-охряный, открывается маленьким отверстием с гладкими краями, более темными, чем остальная часть перидия.

Другой степной вид — *тулостома влагалищная* (T. volvulatum) с характерным, очень заметным влагалищем — остатком экзоперидия у основания ножки. Головка прикрыта желтоватым эндоперидием, открывающимся неправильным щелевидным отверстием (рис. 202).

Среди степных видов есть один с подземным плодовым телом. Это единственный вид порядка *гастроспоровых* (Gastrosporiales)—*гастроспориум простой* (Gastrosporium simplex). Растет он в почве в степи, где преобладают степные засухоустойчивые травы. Гриб чаще всего встречается в местах, хорошо аэрируемых и солнечных, где температура почвы до 45° С на поверхности. В СССР он найден в Казахстане в типчаково-ковыльной степи. Распространение его ограничено. Он отмечен в Средней Европе и Азии (Пакистан). Плодовые тела шаровидные или шаровидно-эллипсоидальные, диаметром 0,4—2,2 *см* (редко до 15 *см*). У основания плодового тела имеются длинные лилово-беловатые мицелиальные тяжи. Экзоперидий мелово-белый, ватообразно-войлочный. Эндоперидий серо-коричневый. Отверстие на вершине плодового тела маленькое. Глеба бледно-охряная, в зрелости — порошковидная.

Между степными, полупустынными и пустынными видами нельзя провести четкой границы. Так, в пустыни часто заходят упомянутые выше при описании флоры степей головач белый, дисциседа белая, астреус гигрометрический, тулостома влагалищная, миценаструм кожистый, сетчатоголовик вытянутый. Особенно часто из перечисленных видов в пустынях и полупустынях встречается тулостома влагалищная. Есть виды, которые одинаково часто встречаются и в степях, и в пустынях. Таковы *дисциседа гладкая* (Disciseda calva) и *дисциседа порховковидная* (D. bovista, рис. 202). Плодовое тело первой из них округлое, слегка приплюснутое, диаметром 1—3 *см*. Экзоперидий после разрыва остается в виде тарелочки, уплощенной, снаружи шероховатой, с песчинками или остатками почвы. Эндоперидий сероватобуроватый, клейкий, с маленьким отверстием. Глеба светло-коричневая. Дисциседа порховковидная отличается тем, что эндоперидий ее неклейкий и споры бородавчатые (а у первого споры гладкие). Различаются виды и по распространению. Дисциседа гладкая, в основном европейский вид, редко встречается в Азии — в Казахстане. Дисциседа порховковидная — широко распространенный вид. На востоке европейской части СССР эти виды, как и астреус гигрометрический, миценаструм кожистый и некоторые другие, изредка заходят даже в лесную зону.

Самыми интересными и разнообразными по форме наряду с тропическими являются пустынные гастеромицеты. Они могут напоминать по форме шляпочные пластинчатые грибы, а форма некоторых из них столь причудлива, что не сразу можно решить, к какому царству природы их можно отнести. Так, плодовое тело *феллоринии шишковатой* (Phellorinia strobilina) напоминает собрание кристаллов какого-то минерала (табл. 46).

Упомянутые выше при описании степных видов желатинозный слой, толстый перидий, высокие ножки — все это встречается и у пустынных видов. Есть у них и еще одно интересное приспособление к жизни в засушливых условиях песчаных пустынь. На ризоморфах и мицелиальных тяжах, идущих в глубокие слои почвы, многие из них образуют песчаные футляры. Выделяя вещества, цементирующие песок, они образуют вокруг себя мелкие капилляры, по которым вода из почвы поступает в грибницу и плодовые тела, и таким образом обеспечивают в засушливых условиях достаточный приток воды. Такие песчаные футляры наблюдаются у гастеромицетов Средней Азии, полупустынь Заволжья, в южных степях Украины (у видов рода дисциседа, тулостома, миценаструм, склеродерма). Эти песчаные футляры на ризоморфах очень напоминают такие же песчаные футляры, образующиеся на корнях пустынных высших растений. Их образование носит приспособительный характер. В других условиях у этих же видов растений они не встречаются.

Характерная флора гастеромицетов пустынь и полупустынь представлена главным образом видами из порядков тулостомовых, подаксовых

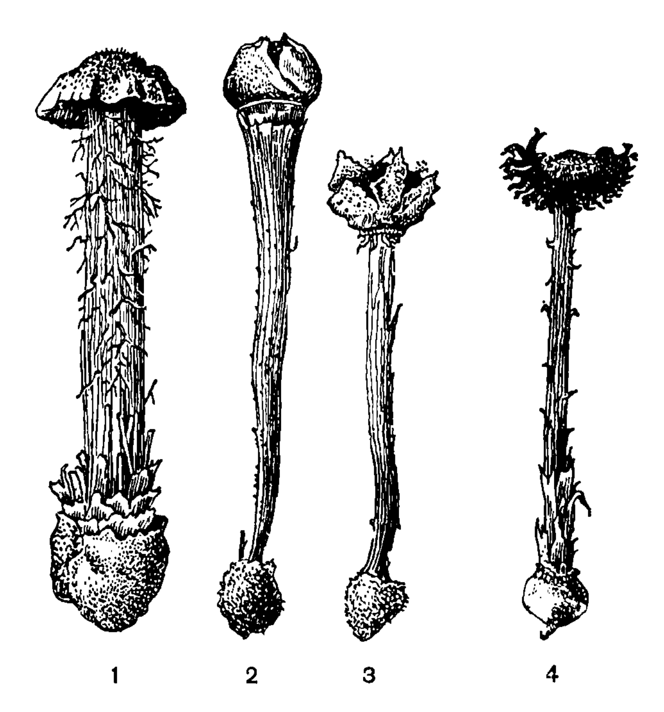


Рис. 203. Гастеромицеты:

1 — баттарея веселковидная (Battarea phalloides); 2 — хламидопус Мейена (Chlamydopus meyenianus); 3 — шизостома разорванная (Schizostoma laceratum); 4 — монтанея песчаная (Montagnea arenaria).

и фаллюсовых. При этом одни из них приурочены к глинистым почвам, а другие — к песчаным. В порядке тулостомовых много родов, содержащих всего 1—2 вида специфических обитателей пустынь. Так, в песчаных пустынях часто встречается *шизостома разорванная* (Schizostoma laceratum, рис. 203). Как и у всех тулостомовых, плодовые тела грибов этого рода, включающего всего один названный вид, в зрелом состоянии имеют ножку и головку. У основания ножки — влагалище (вольва) как остаток экзоперидия. У основания головки также сохраняется остаток экзоперидия в виде воротничка с острым краем. Эндоперидий, прикрывающий головку, тонкий, пленчатый, светло-коричневый до каштанового, затем выцветает до грязно-белого. Он слегка прикреплен к вершине ножки и разрывается трещинами на неправильные лопасти или звездообразно вдоль извилистых швов почти до основания головки. Головка диаметром 2,5 — 4 *см*. Ножка длинная, высотой 5—29 *см*, деревянистая, полая. Вначале покрыта крупными, белыми, легко отпадающими чешуйками, затем бороздчатая. Молодое плодовое тело шаровидное, с толстыми мицелиальными тяжами у основания. Гриб широко распространен. Растет на песчаных, глинистых и каменистых почвах пустынь и полупустынь.

Очень интересна своим местообитанием *баттарея веселковидная* (Battarea phalloides, рис. 203). Этот широко распространенный пустынно-степной гриб растет преимущественно на глинистой почве и реже встречается в песчаных пустынях. Он обитает также на таких своеобразных пустынных почвах, как такыры, имеющие плотную твердую корку на поверхности. Несмотря на ее плотность, нередко можно видеть эту корку, пробитую плодовыми телами баттареи веселковидной. Растет она и на аллювиальных такыровидных песчаных почвах. Баттарея и описанный выше шампиньон Бернара — единственные грибы, растущие на такырах, способные пробить его корку.

Молодые плодовые тела баттареи веселковидной шаровидные или яйцевидные, зрелые — высотой 17—45 *см*, с хорошо развитой коричневой ножкой, на вершине которой дифференцируется беловатая головка. Перидий двухслойный. Экзоперидий толстый, белый, быстро отпадающий и сохраняющийся в виде маленьких кусочков, приклеенных к эндоперидию, и вольвы у основания ножки. Вольва чашевидная или обратноконическая, двухслойная, высотой 11—15 *см* и шириной 5—8 *см* и очень твердая. Эндоперидий, прикрывающий головку, тонкий, беловатый, гладкий. Он разрывается экваториальной щелью, так что его верхняя часть отпадает целиком и остается нижняя выпуклая часть, прикрепленная к ножке. Сама головка полушаровидная, диаметром 3—10 *см*, снизу сильно вдавленная. Поэтому обычно баттарея по внешнему виду несколько напоминает шляпочный гриб. Ножка цилиндрическая, длиной 15—46 *см* и толщиной 1,5—4 *см*, кверху и книзу слегка сужающаяся, полая, деревянистая, покрыта густыми желтоватыми или коричневатыми узкими длинными чешуйками. Вид баттарея веселковидная относят к меловым реликтам, учитывая, что многие пустыни такие же древние, как и лесные области.

Очень своеобразны типично пустынные виды рода *феллориния* (Phellorinia), включающего всего 2 вида. Этот род близок к роду сетчатоголовик, но отличается отсутствием настоящей ножки и вольвы у основания плодового тела. Ножка феллоринии не является самостоятельным образованием, а представляет одеревенелое удлиненное стерильное основание глебы, так называемая с у б г л е б а.

Наиболее примечательна по форме *феллориния шишковатая* (Phellorinia strobilina), растущая на такыровидных сероземах, на солончаках среди солянок, в зарослях саксаула. Она найдена в Азии (Казахстан, Индия), Африке, Австралии, Южной Америке. Встречается этот гриб редко. Так, в России впервые он найден в 1857 г. в Арало-Каспийской пустыне, затем

(спустя 85 лет) среди зарослей саксаула в Джамбулской области, но это были единичные находки. И наконец, в 1956 и 1967 гг. в Кзыл-Ординской и Джамбулской областях Казахской ССР были найдены целые группы плодовых тел этого своеобразного гриба. Зрелое плодовое тело феллоринии шишковатой бывает высотой 24 *см* и шириной 20 *см*, с ножковидной вытянутой частью обратноконической формы. На этой ножке расположены многочисленные (часто их более 30) четырех-, пяти- и более гранные слоистые пирамидки. Все это плодовое тело похоже на друзу кристаллов (табл. 46). Оно деревянистое. Экзоперидий толстый, тесно соединен с эндоперидием. Он имеет ясно выраженную зональность, желтоватый с чередующимися кремовыми и желто-оранжевыми полосками, что придает плодовому телу еще более оригинальный внешний вид. При созревании перидий разрывается в нижней части и полностью отпадает.

Второй вид — *феллориния геркулесовая* (Phellorinia herculeana) — приурочен к песчаным почвам пустынь, солонцам и встречается более часто (табл. 48). Считается широко распространенным видом. Форма его менее примечательна, чем у предыдущего вида. Молодое плодовое тело, как обычно у грибов этого порядка, шаровидное или яйцевидное, с толстыми мицелиальными тяжами у основания. Зрелое — высотой 6—26 *см*, имеет вид шаровидной головки на длинной ножке, которая также является стерильной удлиненной частью глебы и одета общей с ней оболочкой — эндоперидием. Эта ножка твердая, у основания клубневидно-утолщенная, с отстающими чешуйками. Экзоперидий толстый, белый, растрескивающийся на чешуйки. На вершине головка раскрывается неправильным отверстием. Другой пустынный вид, встречающийся редко,— *хламидопус Мейена* (Chlamydopus meyenianus), рис. 203.

Из рода тулостома в пустынях и полупустынях, кроме описанной выше для степей тулостомы влагалищной, встречаются *тулостома желудевидная* (Tulostoma balanoides), *тулостома волокнистая* (T. fibrillosum), *тулостома бахромчатая* (T. fimbriatum) и др. Род тулостома многочисленный, в нем 70—90 видов. Плодовое тело состоит из ножки и головки. Эндоперидий пленчатый, раскрывается на вершине головки округлым трубковидным отверстием, вытянутым или плоским.

Другой порядок, виды которого обитают в пустынях, — подаксовые (Podaxales). Здесь также много родов, содержащих всего 1—2 вида. Для порядка характерен внешний вид плодового тела, напоминающий шляпочные грибы порядка агариковых (Agaricales).

Очень интересен здесь род *монтанея* (Montagnea). Этот род некоторые авторы даже относят к гименомицетам (к порядку пластинчатых), а не к гастеромицетам. Молодые плодовые тела шаровидные или яйцевидные. При созревании перидий под давлением ножки разрывается и остается в виде небольшого бахромчатого влагалища наподобие воротничка у ее основания. Ножка обычно тонкая, вначале мягкая, губчатая, мясистая, а затем становится сухой, деревянистой и полой. Книзу она сужается, а наверху расширяется и переходит в плоский шляпковидный диск с крупными чешуйками на поверхности. Глеба состоит из пластинок, которые радиально присоединены к внутренней стороне или краю диска. Эти пластинки густые, немного извитые, твердые, черные, покрыты сплошным слоем гимения. Глеба при созревании не распадается в порошок, как у большинства гастеромицетов. Таким образом, внешне монтанея очень напоминает шляпочный пластинчатый гриб, но по формированию шляпки, как спороносной части плодового тела, она ближе к гастеромицетам. Не исключено, что через такие виды гастеромицеты эволюционно связываются с гименомицетами порядка пластинчатых, или агариковых, имея происхождение, возможно, от одного общего предка. Через такие виды устанавливаются родственные связи агариковых и гастеромицетов.

Монтанея песчаная (Montagnea arenaria) широко распространена в песчаных пустынях (рис. 203). На территории СССР этот гриб был неоднократно найден в песчаных и глинистых пустынях, а также в степях и горах, на остепненных склонах в Заилийском Алатау, Чу-Илийских горах, Северном Тарбагатае и Сауре, где он доходит до 2000 *м* над уровнем моря.

Грибы рода *гирофрагмиум* (например, Gyrophragmium delilei) близки к грибам рода *монтанея* (Montagnea), отличаясь от вторых крупным, а не маленьким влагалищем у основания ножки, полукруглым, а не плоским диском и ветвящимися (анастомозирующими) пластинками. Пластинки глебы зубчатые, черно-бурые, также прикреплены к нижней части диска. Род включает 5 видов. На территории СССР обнаружен один вид — *гирофрагмиум Делила* (G. delilei). Этот гриб обитает в песчаных и щебнистых пустынях Казахстана. Его молодое плодовое тело шаровидно-овальное или кеглевидное, а зрелое имеет длинную, высотой 6—20 *см*, ножку и на ее вершине полушаровидный диск диаметром 2,5—6 *см*, гладкий или по краю морщинистый, грязно-желтоватый. Вид распространен в Южной Европе по побережью Средиземного моря, в Южной и Северной Африке, Центральной Азии, Северной и Южной Америке.

Следующий типичный пустынный род — *подаксис* (Podaxis). У грибов этого рода длинная

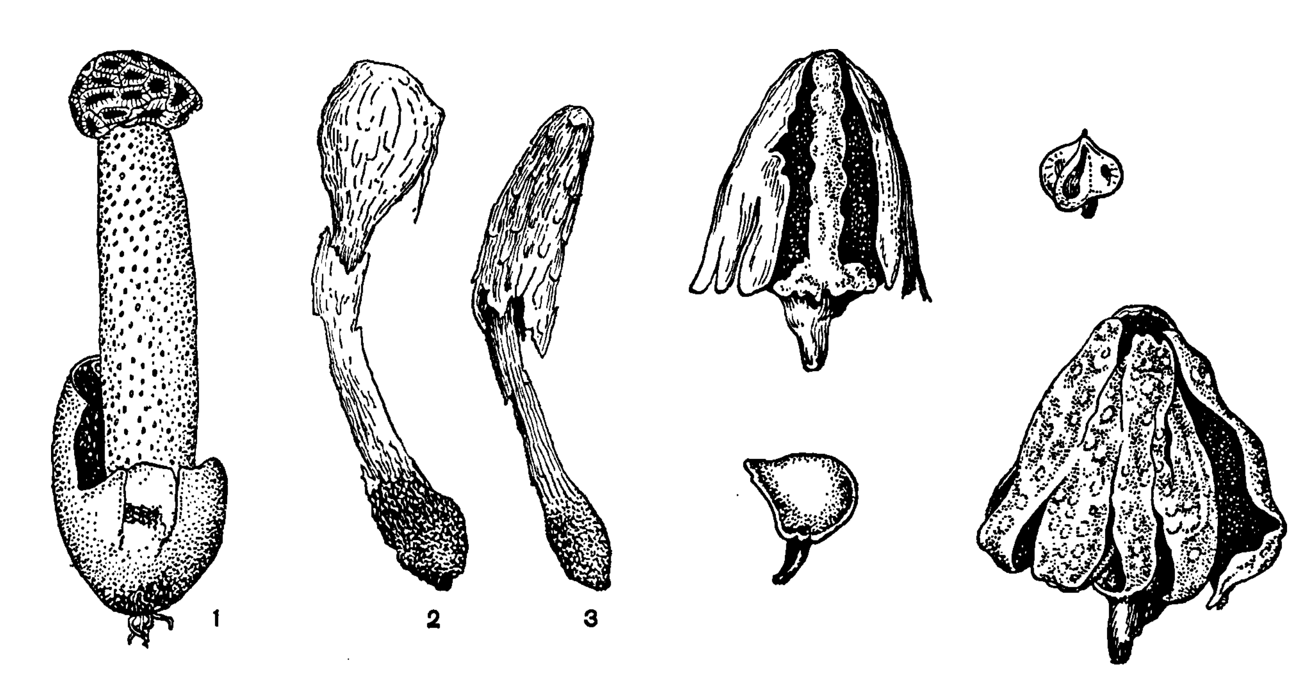


Рис. 204. Гастеромицеты:

1 — сотовик круглоголовый (Simblum sphaerocephalum); *2, 3* — подаксис пестичный (Podaxis pistullaris).

Рис. 205. Эндоптихум шляпочный (Endoptychum agaricoides).

ножка и красно-коричневые споры. В этом роде описано 32 вида, но разграничительные признаки видов здесь нечеткие, и большинство исследователей считает, что имеется всего один вариабильный вид — *подаксис пестичный* (Podaxis pistullaris). Он обитает на сыпучих или закрепленных песках пустынь, а также обнаружен на вершинах термитников в Западной Африке. Вид особенно распространен в тропиках и субтропиках. Плодовое тело высотой до 20 *см*, молодое — яйцевидное или цилиндрически-продолговатое (рис. 204). Зрелое — состоит из длинной ножки и яйцевидной или цилиндрической шляпки. В целом оно напоминает пестик, откуда и его видовое название. Экзоперидий хрупкий, быстро растрескивается и опадает, а эндоперидий толстый и твердый, белый. Он покрывает шляпку и в нижней ее части плотно прижат к ножке. Затем он растрескивается продольно до самой вершины и отпадает, обнажая черно-коричневую глебу. Глеба вначале белая, компактная и состоит из камер, образованных ветвящимися (анастомозирующими) пластинками. Ветви пластинок срастаются. Затем при созревании она распадается в черно-коричневый порошок. Подаксис пестичный, как и баттарея веселковидная, относится к меловым реликтам. На территории СССР эти два пустынных вида распространены в северных и южных пустынях Казахстана. Напоминает шляпочный гриб эндоптихум шляпочный (рис. 205).

Род *галеропсис* (Galeropsis) тоже относится к пустынным видам (рис. 206).

Из порядка фаллюсовых, представители которого в основном обитатели лесов, встречаются в пустынях *веселка Хадриана* (Phallus hadriani), *цветохвостник Аргера* (Anthurus archeri) и *сотовик круглоголовый* (Simblum sphaerocephalum).

Веселка Хадриана растет на песках, где температура доходит до 54,5° С. Поэтому этот гриб поселяется не только в пустынях, но и на песчаном морском побережье, на песчаных дюнах, что обусловливает его широкое распространение. Он найден в Европе на побережьях Балтийского, Северного и Средиземного морей, в Северной Америке от Атлантического до Тихого океана и от юго-востока Канады на севере до Северного Техаса на юге, в Азии — во всей ее пустынной зоне. Молодые плодовые тела веселки Хадриана мясистые, шаровидно-яйцевидные, высотой 2,5—6 *см*, у основания с лососево-розовыми или красно-фиолетовыми мицелиальными тяжами. Экзоперидий обладает интересной особенностью. Пока плодовое тело скрыто в почве, он белый. Но на воздухе он становится ярким, лососево-розовым или лососево-фиолетовым. На песке такие плодовые тела хорошо заметны. При разрыве экзоперидия белый или желтоватый ножковидный рецептакул выносит зелено-оливковую глебу в виде конической шапочки с неправильным рельефом на поверхности. На вершине шапочки есть

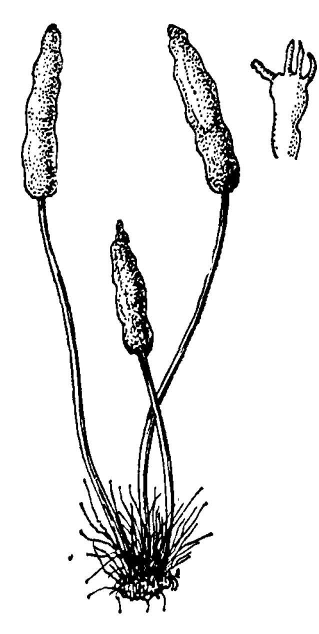


Рис. 206. Галеропсис пустынный (Galeropsis desertorum).

зубчатый диск, такой же темный, с остатками розового или красного перидия на нем. У основания рецептакула видно розово-красное влагалище — остаток экзоперидия. Таким образом, зрелый гриб имеет очень эффектную контрастную окраску: розовое или красное влагалище, из него выходит белый рецептакул — ножка, на ней — темно-оливковая шляпка (глеба) с красноватой бахромой на вершине. Зрелая глеба, как и у всех фаллюсовых, быстро растекается в черно-зеленую слизь. В это время запах у гриба неприятный. У высохших плодовых тел запах довольно приятный, грибной.

Второй гриб этого порядка, растущий в пустынях, — цветохвостник Аргера (табл. 47). Встречается он чрезвычайно редко в Австралии, на Новой Зеландии, Тасмании, в Южной Америке, Южной Африке, Западной Европе. При этом отмечается, что растет он главным образом в тропиках и субтропиках. В Европу, вероятно, был завезен и акклиматизировался там. Впервые он найден в Вогезах в 1921 г., затем в 1938 г. в долине Рейна. Северным пунктом его распространения является местонахождение в 15 *км* восточнее Касселя.

В 1970—1972 гг. этот гриб найден на территории ФРГ (около границы Вестфалии), причем рос он там очень обильно. На площади в несколько сотен квадратных метров обнаружено около 200 плодовых тел. Растет цветохвостник Аргера не только на песке в пустыне, но и на гумусной почве в лесах, а также на гнилой древесине, чем и можно частично объяснить его акклиматизацию и распространение в Западной Европе. На территории СССР впервые обнаружен в Казахстане в 1953 г. Описание его приведено среди лесных видов, где подробно описан род цветохвостников.

Третий вид из порядка фаллюсовых, встречающихся в пустынях, — сотовик круглоголовый (рис. 204). Род сотовик включает всего 3 вида, из которых на территории СССР упомянутый выше наиболее распространен. Он найден в Казахстане в глинистой пустыне, а также в Киргизии на песчаном берегу озера Иссык-Куль (на высоте 1600 *м* над уровнем моря). Сотовики встречаются в Китае, Индии, в некоторых местах Северной и Южной Америки, в Европе до сих пор не найдены. Плодовое тело молодого сотовика круглоголового — грушевидное, высотой 3—4,5 *см* и шириной 1,5—2 *см*. Оно одето толстым трехслойным перидием. Зрелое плодовое тело высотой до 15 *см*. При созревании под давлением рецептакула перидий разрывается и остается в виде вольвы у основания плодового тела. Рецептакул — на ножке. Ножка полая, губчатая, вверху розово-красная, внизу более светлая. На ее вершине находится шаровидно-решетчатый рецептакул, состоящий из 20 ячеек, красноватый или беловатый. На внутренней стороне ячеек рецептакула расположен темно-фиолетовый спороносный слой — глеба, при созревании слизистый. Таким образом, как и все фаллюсовые, гриб имеет оригинальную форму и яркую окраску, особенно по сравнению с пустынными представителями порядка тулостомовых, преимущественно коричнево-бурых.

У другого, тропического вида — *сотовика многоячеистого* (Simblum periphragmoides) — рецептакул желтый и состоит из 60 ячеек. Известен он из Западной Африки.

Виды порядка дождевиковых (Lycoperdales) в пустынях представлены менее обильно, чем в других зонах. Это в основном *головач чешуеносный* (Calvatia lepidophora) и *головач бокаловидный* (C. cyathiformis), реже *головач белый* (C. candida). Эти грибы образуют здесь крупные плодовые тела, которые стоят высохшими целое лето.

Среди пустынных гастеромицетов можно выделить виды, приуроченные чаще к глинистым

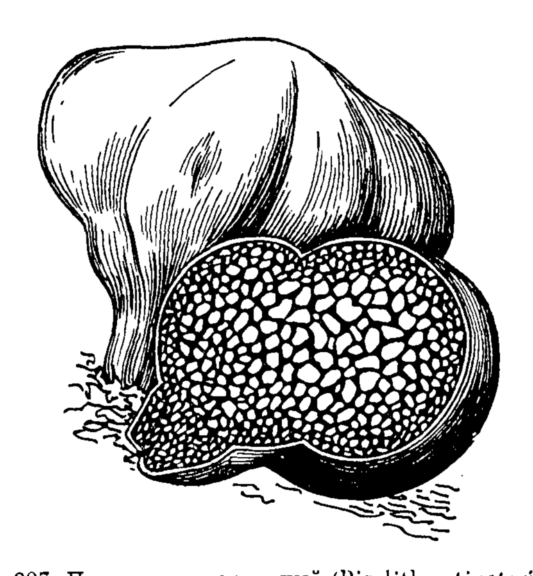


Рис. 207. Пизолитус красильный (Pisolithus tinctorius).

почвам (например, баттарея веселковидная, галеропсис пустынный, галеропсис двуспоровый). Такие виды, как монтанея песчаная, феллориния геркулесовая, подаксис пестичный, а также многие грибы рода тулостома, встречаются обычно среди песков (как бы песколюбы), имея ряд таких приспособлений, как описанные выше песчаные футляры вокруг мицелиальных тяжей.

Анализируя распространение гастеромицетов, можно заключить, что это в основном сухолюбивые и теплолюбивые грибы, основная масса видов которых приурочена к открытым пространствам теплых районов земного шара. Степи, пустыни, полупустыни и тропические леса обладают наибольшим числом видов, разнообразнейших по форме и окраске.

Практическое значение гастеромицетов в природе то же, что и у большинства грибов как гетеротрофных организмов, — разложение органических веществ. С другой стороны, поселяясь в таких своеобразных местообитаниях, как пустыни, они в то же время являются накопителями органических веществ, концентрируя их в своих плодовых телах и в мицелии, пронизывающем почву.

Практическое значение гастеромицетов для человека сравнительно невелико. Незначительную часть их из упомянутых выше употребляют в пищу, но довольно ограниченно (в основном виды порядка дождевиковых). Несколько видов употребляют в народной медицине, такие, как веселка обыкновенная против подагры и ревматизма; глеба головачей лилового и пузыревидного как кровеостанавливающее средство при ранениях. Зрелую глебу *пизолитуса красильного* (Pisolithus tinctorius) из порядка ложнодождевиковые (Sclerodermatales) использовали в Южной Европе как техническое красильное растение для получения желтой краски (рис. 207). Этим пока и ограничивается практическое использование гастеромицетов. В перспективе их изучение как источников антибиотиков и других биологически активных веществ, которые пока обнаружены у лангерманнии гигантской и некоторых головачей. Это очень своеобразная и сравнительно мало изученная группа базидиальных грибов.

ПОДКЛАСС ГЕТЕРОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (HETEROBASIDIOMYCETIDAE)

Подкласс гетеробазидиальных грибов объединяет базидиальные грибы, имеющие сложную, многоклеточную или с очень крупными стеригмами базидию (рис. 208). В эту группу входят порядки: *аурикуляриевые* (Auriculariales) и *тремелловые* (Tremellales), а также семейство *дакримицетовые* (Dacrymycetaceae).

Во всех систематических группах гетеробазидиальным грибам присущ заметный параллелизм в жизненных формах плодовых тел, а также в строении спор и способе их прорастания. Студенистые плодовые тела встречаются среди базидиомицетов, в первую очередь у гетеробазидиальных грибов, и именно со студенистыми плодовыми телами — наиболее обычные и заметные представители всех систематических групп гетеробазидиальных грибов. Многоклеточные споры среди базидиомицетов бывают только у представителей этой группы. Этим грибам характерно прорастание спор путем образования либо вторичной споры, либо мелких конидиев.

Большинство гетеробазидиальных грибов — сапротрофы на гниющей древесине, но встречаются и паразиты. Сравнительно многие гетеробазидиальные грибы паразитируют на плодовых телах других грибов.

Гетеробазидиальные грибы широко распространены от экватора до Арктики. Наибольшее их количество и разнообразие приходится на тропики и субтропики. Это обилие можно представить по его фрагментам у нас в уссурийской тайге (Дальний Восток), где проходит северная граница распространения многих юго-восточных азиатских видов, в частности аурикуляриевых и дакримицетовых. Но и леса умеренного пояса имеют свою характерную флору гетеробазидиальных, среди которых выделяются определенные виды дрожалковых грибов, например, из родов *эксидия* (Exidia) и *эксидиопсис* (Exidiopsis), а также некоторые дакримицеты.

ПОРЯДОК АУРИКУЛЯРИЕВЫЕ (AURICULARIALES)

Характерный признак всех аурикуляриевых грибов — длинная цилиндрическая базидия с тремя поперечными перегородками. У некоторых представителей этой группы встречается хорошо развитый пробазидий, который после вырастания базидии сохраняется в виде гипобазидия. Различные представители этого порядка имеют совершенно отличные друг от друга плодовые тела: широко распростертые кортициевидные, сухие или студенистые либо студенистые с хорошо развитой ухо-

видной шляпкой, мясистые, булавовидные, как у рогатиковых грибов, и, наконец, замкнутые, как у гастеромицетов. Все это свидетельствует о том, что в процессе приспособления к условиям среды, в результате конвергентной эволюции возникали в отдаленных друг от друга группах грибов очень схожие плодовые тела. Такие тенденции параллельной эволюции наблюдаются во всех трех порядках, которые раньше объединялись в искусственную группу гетеробазидиальных грибов.

Среди аурикуляриевых грибов встречаются как сапротрофы, так и паразиты на растениях, насекомых и других грибах.

Порядок аурикуляриевые делится на три семейства: *септобазидиевые* (Septobasidiaceae), *аурикуляриевые* (Auriculariaceae) и *флеогеновые* (Phleogenaceae), из которых самым древним и своеобразным можно считать септобазидиевые.

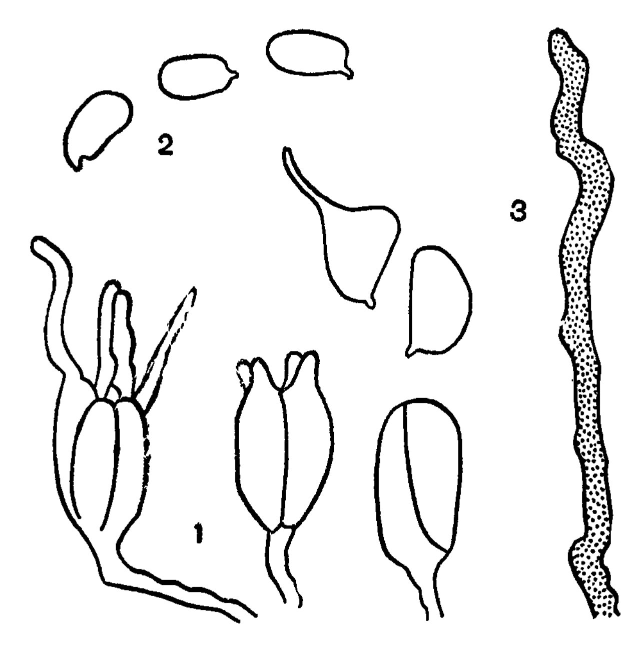


Рис. 208. Строение базидии дрожалковых грибов:
1 — базидии; *2* — споры; *3* — глоцистида.

СЕМЕЙСТВО СЕПТОБАЗИДИЕВЫЕ (SEPTOBASIDIACEAE)

Характерный признак этого семейства — наличие толстостенных гипобазидий, которые, прежде чем дать начало четырехклеточным базидиям, проходят период покоя. Семейство охватывает около 200 видов, распределенных между двумя родами: *септобазидиум* (Septobasidium) и *урединелла* (Uredinella).

Род септобазидиум — обширная группа, в ней более 180 видов. Эти грибы растут на живых растениях, пораженных щитовкой. Их плодовые тела широкораспростертые, пленчатые, встречаются на ветвях и листьях растений, а под ними всегда можно найти щитовок, на которых гриб паразитирует, хотя некоторые насекомые остаются непораженными. Первые описания септобазидиума относятся к концу XVIII в. Но в то время эти своеобразные грибы были описаны как лишайники или как телефоровые грибы, и лишь в 1907 г. Генел и Литшауер открыли, что эти грибы всегда связаны со щитовками. Дальнейшие исследования показали, что гриб и насекомое связаны между собой сложными мутуалистическими отношениями. Большинство грибов этого рода растет в тропиках и субтропиках, в умеренном поясе встречаются немногие виды. Особенности биологии этого рода были подробно изучены американским микологом Коучем на *септобазидиуме Бурта* (Septobasidium burtii), который растет на разных видах дуба, а также на плодовых деревьях в южной части США и связан со щитовкой Aspidiotus osborni.

Плодовые тела септобазидиума Бурта резупинатные, округлые, диаметром до 15 *см*, многолетние, с хорошо заметными концентрическими зонами ежегодного роста, шириной 2—3 *мм*. Плодовое тело в разрезе толщиной до 2 *см*, состоит оно из трех слоев. Прямо на субстрате лежит тонкий субикулум, из которого вырастают радиальные, анастомозирующие стенки, образующие сложную систему туннелей и камер и поддерживающие верхний твердый бумаговидный слой — крышу. На самой поверхности плодового тела развивается гимений.

Под защищающей крышей гриба, в его сложном лабиринте, живут щитовки, некоторые из них остаются здоровыми на протяжении всей жизни, другие заражаются грибом. Здоровые и зараженные насекомые хорошо различаются: больных меньше, у них отсутствует защитный восковой щит и они никогда не размножаются. Гриб прикрепляется только к пораженному им насекомому, и его гифы никогда не проникают в субстрат. Рост гриба начинается весной (тогда образуется новая беловатая зона вокруг плодового тела) и продолжается до осени, а затем на поверхности новой зоны начинает развиваться гимений. В начале зимы образуются пробазидии, которые, пройдя период покоя, весной и летом следующего года, при достаточно влажной погоде дадут начало базидиям. Базидиоспоры отпадают от стеригм, и многие из них остаются на поверхности гриба, где они начинают почковаться. И

Наиболее обильное спороношение наблюдается в мае. В это же время от перезимовавших самок рождаются личинки щитовок пер-

вого поколения. Одни личинки остаются жить под грибом, где они родились, другие передвигаются в соседнюю колонию, а третьи выбирают себе место на коре, где нет гриба. Именно эти личинки и обеспечивают распространение гриба, так как, уходя из «дома», они переходят гимений и заражаются спорами, точнее, вторичными спорами, возникшими в результате почкования. Споры гриба приклеиваются к ногам личинки, прорастают, и его клетки проникают в полость тела насекомого.

В начальной стадии развития гриб существует в виде веретеновидных клеток, которые свободно плавают в гемолимфе личинки. Затем из них вырастают очень тонкие гифы. Они начинают расширяться до тех пор, пока вся полость тела личинки не заполняется цепями веретеновидных клеток, соединенных между собой тонкими нитями. Через две-три недели после первой линьки в теле насекомого начинают развиваться спиралевидные гаустории. Примерно в это же время гифы гриба прорастают через естественные отверстия тела насекомого наружу и после второй линьки сливаются, образуя над насекомыми покрывало. При этом соединяющие гифы имеют вид спиралей, так что гриб прикрепляется к щитовке как бы слабыми пружинками, что оставляет ей определенную свободу движения.

Через два месяца после заражения личинки колония гриба достигает диаметра 2 *мм* и толщины 1 *мм*. Для дальнейшего роста гриба необходимо, чтобы под ним нашли убежище новые личинки, зараженные спорами. Очевидно, гриб привлекает их запахом и благодаря позитивному хемотаксису щитовок обеспечивает себя необходимым источником питания. Пораженные насекомые живут дольше, чем непораженные. Таким образом распространение и рост септобазидиума зависят исключительно от щитовок, но совместная жизнь выгодна и насекомому. Здоровые щитовки никогда не заражаются гифами гриба и находят под ним защиту от невыгодных климатических условий, а также от своих врагов — птиц и перепончатокрылых насекомых-паразитов.

В европейской части СССР встречается *септобазидиум карестианум* (Septobasidium carestianum), который растет на ветвях ивы, ясеня, рябины и связан с европейской *ивовой щитовкой* (Chionaspis salicis). Плодовые тела этого гриба широкораспростертые, пленчатые, продолговатые, светло-коричневые, с беловатым краем. В течение вегетативного периода под плодовым телом гриба можно видеть зараженных и здоровых щитовок в различных стадиях развития. Так как из яиц, отложенных с осени, личинки появляются лишь весной, то вегетативный рост гриба зимой задерживается до весны, когда вылупившиеся личинки заражаются спорами и продолжают жить под колонией гриба. Насекомые, не зараженные спорами, уже никогда не будут заражены гифами гриба, под которыми они живут.

Многие субтропические и тропические виды рода септобазидиум считают фитопатогенными, так как ветви деревьев и кустарников, на которых они растут, часто высыхают. Это вызывается совместным действием насекомых и гриба. Химические меры борьбы остаются малоэффективными, потому что достаточно толстые плодовые тела остаются в нижней части жизнеспособными и защищают щитовок от ядохимикатов, что еще раз доказывает взаимную зависимость жизни гриба и щитовок.

Род *урединелла* (Uredinella) содержит один вид U. coccidiphaga, паразитирующий на щитовках. Плодовые тела этого гриба — маленькие дисковидные пятна, диаметром до 1,5 *мм*. Одна колония этого гриба всегда живет только на одной особи насекомого. В отличие от представителей рода септобазидиум урединелла — однолетний организм. Осенью на поверхности колонии гриба образуются толстостенные бурые пробазидии, которые очень похожи на телейтоспоры ржавчинных грибов. Следующей весной из перезимовавших пробазидий или телейтоспор начинают развиваться четырехклеточные базидии, которые должны дать начало базидиоспорам, после чего старое плодовое тело погибает.

Телейтоспоры урединеллы всегда одноядерные. Рядом с ними встречаются похожие на них более продолговатые толстостенные бурые двухъядерные клетки, которые дадут начало крупным двухъядерным спорам. Эти клетки и споры рассматриваются как материнские клетки уредоспор и уредоспоры.

СЕМЕЙСТВО АУРИКУЛЯРИЕВЫЕ (AURICULARIACEAE)

Плодовые тела представителей этого семейства имеют различную форму, от широкораспростертого или бугорковидного до булавовидного или уховидного. Базидия четырехклеточная, с поперечными перегородками. Споры одноклеточные, при прорастании образуют вторичные споры, мало отличающиеся от базидиоспор. Во многих родах встречаются сапротрофные и паразитные виды.

Представителем кортициевидной жизненной формы в этом семействе является род *геликоглоя* (Helicogloea). Грибы этого рода имеют широкораспростертые, сравнительно тонкие плодовые тела, причем в пределах рода наблюдается переход от сухой консистенции (Helicogloea farinacea) к студенистой (H. lagerheimii). Оба гриба

растут на нижней стороне поваленных гниющих стволов и очень похожи на кортициевые грибы.

Род *платиглоя* (Platygloea) объединяет грибы со студенистыми бугорковидными плодовыми телами. Многие виды являются сапротрофами, но встречаются и представители, паразитирующие на других грибах.

Платиглоя (Platygloea peniophorae) образует плоские дисковидные бугорки на плодовых телах многих кортициевых грибов. Растет он и на грибах рода *дакримицес* (Dacrymyces), но примечательно, что на их студенистых плодовых телах P. peniophorae самостоятельных плодовых тел не образует. Базидии паразита в данном случае развиваются прямо в гимении хозяина. P. peniophorae — хорошо приспособленный паразит, он не вызывает деформации и некроза тканей гриба, на котором паразитирует.

Род *эокронартиум* (Eocronartium) представлен единственным видом E. muscicola. Его тонкие булавовидные белые плодовые тела, высотой до 3 *см* и шириной до 3 *мм*, очень напоминают некоторых представителей рогатиковых грибов (рис. 210).

E. muscicola развивается как паразит на живых мхах из родов климациум (Climacium), гипнум (Hypnum), амблистегиум (Amblystegium), туидиум (Thuidium) и др. Зачатки плодовых тел гриба можно обнаружить уже в начале лета в виде маленьких белых бугорков на верхушках зараженных стеблей мхов. При этом зараженные мхи ничем не отличаются от здоровых и способны продолжать свой рост. Однако уже при поверхностном осмотре видно, что плодовые тела гриба берут начало от мицелия, который развивается внутри растения-хозяина. При микроскопическом анализе выявляется, что стебель и ветви зараженного мха заполнены мицелием гриба. Гифы E. muscicola развиваются в тканях мха внутриклеточно, и их можно обнаружить практически в каждой клетке, но никаких гаусториев они не образуют. Зараженные клетки содержат живую цитоплазму и вполне развитое ядро. Если сравнить их с клетками незараженного мха, то трудно заметить какие-либо существенные отклонения. Все это свидетельствует о том, что E. muscicola является очень хорошо приспособленным паразитом.

Мицелий гриба многолетний. Каждой весной в зараженных мхах можно найти как старые, прошлогодние, так и молодые гифы, которые проникают в молодые побеги мха и летом образуют плодовые тела на их вершинах. Перед образованием плодового тела гифы вырастают из верхней части побега и образуют над листьями плоские мицелиальные пленки. Эти пленки удлиняются, становятся похожими на волокна и, наконец, покрывают верхушку побега. Затем они срастаются, образуя ножку плодового тела, на вершине которого появляется фертильная головка. На поверхности головки развиваются типичные для порядка четырехклеточные базидии с поперечными перегородками. Период споруляции длится от двух до трех недель.

Род *геликобазидиум* (Helicobasidium) объединяет грибы, для которых характерны широко распростертые плодовые тела и сильно искривленные базидии.

Геликобазидиум пурпурный (H. purpureum) имеет мясисто-волокнистое с фиолетовым или пурпурным гимением плодовое тело, диаметром 5 *см*. Растет гриб как сапрофит на гниющей древесине, но несовершенная стадия этого вида (Rhizoctonia crocorum) паразитирует на корнях многих кормовых и овощных культур, например свеклы, моркови, люцерны.

Все грибы рода *аурикулярия* (Auricularia) имеют крупные уховидные студенистые плодовые тела и все являются сапрофитами на мертвой древесине. Однако есть сведения, что самый распространенный вид в европейской части СССР и в Западной Европе A. mesenterica может расти и как факультативный паразит, иногда сильно поражая ослабленные фруктовые деревья и вызывая их гибель. Таким образом, во всех родах семейства аурикуляриевых видны тенденции к паразитическому образу жизни.

A. mesenterica примечательна еще и тем, что хотя она и может расти на гниющей древесине многих лиственных пород, однако чаще поселяется на древесине вязов (Ulmus), особенно на их поваленных стволах.

Аурикулярией богат Дальний Восток. Туда проникают ареалы таких субтропических видов Юго-Восточной Азии и Средней Америки, как A. cornea и A. polytricha. В Японии эти грибы считаются излюбленными съедобными грибами и известны под названием «древесные уши».

СЕМЕЙСТВО ФЛЕОГЕНОВЫЕ (PHLEOGENACEAE)

В это семейство входит лишь один род *флеогена* (Phleogena) с единственным видом Phleogena faginea, который выделяется среди всех представителей порядка аурикуляриевых замкнутыми ангиокарпными плодовыми телами, подобными плодовым телам гастеромицетов.

Phleogena faginea (рис. 209) встречается на отмершей коре лиственных и очень редко хвойных деревьев. Его плодовые тела имеют ножку высотой 5—7 *мм*, которая заканчивается шаровидной головкой диаметром до 1—3 *мм*. Головка покрыта корковидным перидием, и внутри ее развиваются базидии и споры. В отличие от дру-

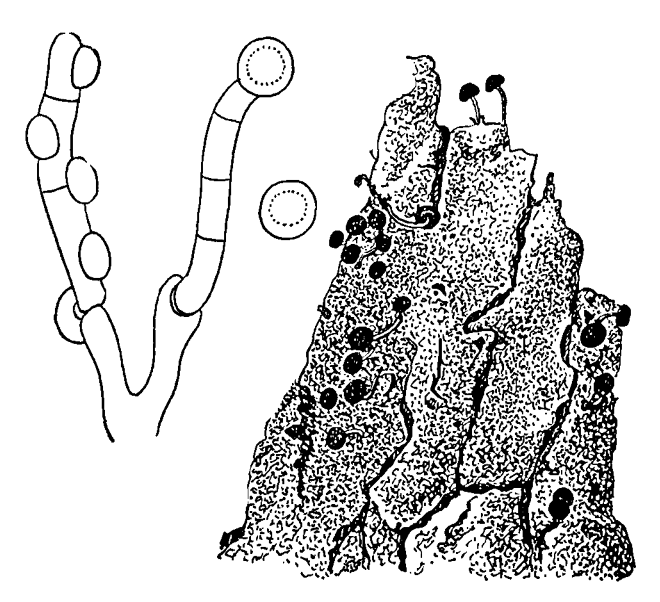


Рис. 209. Флеогена фагинея (Phleogena faginea): справа — плодовые тела; слева — базидии и споры.

гих аурикуляриевых грибов на базидиях P. faginea отсутствуют стеригмы, так же как и у некоторых гастеромицетов. Толстостенные шаровидные желтовато-бурые споры образуются непосредственно на клетках базидия. Таким образом, споры P. faginea более похожи на споры гастеромицетов, чем на споры других аурикуляриевых грибов.

ПОРЯДОК ДРОЖАЛКОВЫЕ (TREMELLALES)

К порядку дрожалковых грибов принадлежат базидиомицеты, имеющие шаровидные или слегка продолговатые четырехклеточные базидии с продольными перегородками (рис. 208). Перегородки расположены так, что при рассмотрении базидии сверху образуют крест. Стеригмы длинные, цилиндрические у видов со студенистыми плодовыми телами, но короткие и шиловидные у видов с плодовыми телами сухой консистенции.

Самые обычные дрожалковые грибы можно часто видеть в дождливую погоду, когда они выступают как студенистые подушечки, похожие на желтые, оранжевые, коричневые или черные кусочки мармелада, на сухих веточках или на отмершей коре деревьев. Но в сухую погоду рассмотреть их нелегко. Тогда они в виде незаметных корочек прилипают к субстрату. Еще труднее заметить дрожалковые грибы, которые поселяются тонкими корочками на нижних частях гниющих поваленных стволов: их почти невозможно отличить от кортициевых грибов. Как и в других систематических группах базидиомицетов, так и среди дрожалковых грибов наиболее примитивными считаются те формы, которые имеют тонкие широкораспростертые гипохноидные или кортициоидные плодовые тела сухой консистенции. У дрожалковых наблюдается постепенный переход от простых плодовых тел к плодовым телам более сложного строения.

Дрожалковые грибы разделяются на два семейства: *сиробазидиевые* (Sirobasidiaceae) и *дрожалковые* (Tremellaceae)

СЕМЕЙСТВО СИРОБАЗИДИЕВЫЕ (SIROBASIDIACEAE)

В это семейство входит единственный род *сиробазидиум* (Sirobasidium), который отличается от всех других дрожалковых грибов весьма своеобразными базидиями. Они образуются в виде цепочек, по 4—8 в каждой цепочке. Стеригмы столь короткие, что кажется, будто споры расположены непосредственно на базидиях. Все виды этого рода распространены в тропиках и лишь один вид — *сиробазидиум кровяный* (S. sanguineum) — встречается на юге Приморского края. Этот гриб имеет сравнительно маленькие, шириной 2—8 *мм* и высотой 1—3 *мм*, бугорковидные, морщинистые, мягкостуденистые, светло-красновато-коричневые плодовые тела, которые растут на гниющей древесине лиственных пород. Гимений покрывает всю поверхность плодового тела, и в нем развиваются цепочки из восьми базидий. Очень короткие шиловидные стеригмы видны лишь при тщательном просмотре под большим увеличением. Из крупных веретеновидных спор прорастают мелкие конидии или вторичные споры.

СЕМЕЙСТВО ДРОЖАЛКОВЫЕ (TREMELLACEAE)

У представителей этого семейства базидии образуются не в цепочках, а по одной на фертильных гифах грибов. Стеригмы всегда отчетливо выражены, даже в тех случаях, когда они сравнительно коротки и шиловидны. У многих видов дрожалковых грибов они трубовидные и их длина превышает длину базидии. Среди грибов этого семейства много разнообразных форм и строений плодового тела. Дрожалковые грибы растут в основном как сапрофиты на гниющей древесине, но среди них встречается и несколько микофильных видов, которые паразитируют на грибах других систематических групп.

Род *эксидиопсис* (Exidiopsis) объединяет грибы-сапрофиты, поселяющиеся на гниющей древесине и имеющие сравнительно тонкие широкораспростертые плодовые тела. Они очень похо-

жи на кортициевые грибы или на представителей рода *стереум* (Stereum), поэтому во многих случаях их систематическую принадлежность обнаруживают лишь при микроскопическом анализе, когда шаровидные или продолговатые базидии с поперечными перегородками указывают на то, что перед нами дрожалковый гриб.

В лесах умеренного пояса широко распространен *эксидиопсис известковый* (E. calcea, табл. 53). Он растет на нижней части поваленных стволов хвойных пород. Его сероватобелые или белые широкораспростертые плодовые тела шириной до 15 *см* напоминают корочки извести. Гифы его плодовых тел в большом количестве выделяют кристаллы оксалата кальция. Это минеральное вещество и придает грибам характерную известково-белую окраску.

Эксидиопсис серо-коричневый (E. griseo-brunnea) растет на сухих стволах и ветвях ольхи (Alnaster fruticosa). Плодовые тела этого гриба широко распростертые, довольно толстые и твердые, стереоидные, от серовато-желтых до красновато-бурых, с приросшими к субстрату беловатыми краями. Благодаря стереоидным плодовым телам гриб принадлежит к умеренно сухолюбивым видам и успешно растет не только на поваленных, но и прямостоящих стволах и ветках. Для этого вида характерна редкая среди гетеробазидиальных грибов узкая специализация на определенных субстратах: растет он исключительно на Alnaster fruticosa, и его географическое распространение ограничивается севером Сибири.

Эксидиопсис левкофеа (E. leucophaea) также имеет стереоидные плодовые тела, и он еще более сухостойкий, чем предыдущий гриб. Этот эксидиопсис имеет округлые, широко распростертые, со свободными краями, толстые, корковидные, бледно-охряные плодовые тела диаметром до 3 *см*, растет на сухих ветвях барбариса и других кустарников в горах Копетдага. Этот вид принадлежит к средиземноморскому географическому элементу и подтверждает тот факт, что среди гетеробазидиальных грибов встречаются особи, приспособленные как к влажным, так и к сухим экологическим нишам.

Многие грибы рода *бурдоция* (Bourdotia) имеют незаметные плодовые тела в виде очень тонких пленок на гниющей древесине.

Более толстые плодовые тела имеет *бурдоция Гальзини* (B. galzinii), которая сравнительно часто встречается на гниющих стволах бука и дуба в Закавказье. Гриб легко узнать по широкораспростертым, студенистым, бесцветным или сероватым плодовым телам, которые своей глянцевой поверхностью отчетливо выделяются на субстрате. Этот вид — типичный представитель флоры широколиственных лесов. В СССР он встречается еще и в Закарпатье.

Род *себацина* (Sebacina) объединяет грибы, которые имеют довольно толстые студенистые или мясистые плодовые тела. В широколиственных лесах широко распространен гриб *себацина инкрустанс* (S. incrustans). Его широкораспростертые, крупные, диаметром до 20 *см* и толщиной до 5 *мм*, беловатые плодовые тела начинают свое развитие на почве, но могут прикрепляться к любым субстратам. К лесному опаду, к сухим или живым стеблям травянистых растений и т. д. Этот гриб не является паразитирующим видом, но если попадает на одно- или двухлетние молодые деревья, то, разрастаясь, может их задушить.

Род *протодонция* (Protodontia). Строение плодовых тел этих грибов похоже на строение резупинатных видов семейства гиднациевых (Hydnaceae). Они растут или на гниющей древесине, или на сухих черешках папоротников и состоят из шипов, прикрепленных к тонкому субикулюму. Гимений расположен только на шипах.

Самый обычный гриб этого рода — *протодонция пицеикола* (P. piceicola) — нередко встречается на гниющей древесине хвойных пород в лесах умеренного пояса. Его шипы, как правило, длиной до 3 *мм*; плодовые тела очень нежные. Этот гриб влаголюбивый и потому появляется поздно осенью, когда условия для него наиболее благоприятны.

Представители рода *эксидия* (Exidia) — одни из самых обычных и хорошо отличимых представителей дрожалковых грибов. Они имеют крупные, подушковидные, коричневые, бурые или черные студенистые плодовые тела, которые располагаются на сухих ветках и подобны кусочкам мармелада. Но такими они бывают только в дождливую погоду. В сухую погоду они очень быстро высыхают и превращаются в твердые тонкие корочки. Эти корочки сравнительно долго сохраняют жизнеспособность. Гербарные образцы при смачивании их можно оживить даже после двухлетнего хранения. В природных условиях эксидия благодаря этой особенности практически всегда выживает в неблагоприятные сухие периоды во время своего развития.

Развитие плодовых тел эксидии начинается в середине сентября, когда относительная влажность воздуха достаточно высока. В странах с мягким климатом они продолжают развиваться непрерывно до весны, поэтому их можно отнести к зимним грибам. Морозы до —10° C не причиняют им серьезного вреда, и, когда температура снова поднимается выше нуля, они продолжают расти и спорулировать. Но и в условиях более суровой зимы, например в сред-

ней полосе европейской части СССР, грибы некоторых видов каждый год успешно переносят зиму благодаря снежному покрову, который защищает их плодовые тела от морозов. Перезимовавшие особи можно встретить сразу же после таяния снега, и их жизнедеятельность продолжается в течение нескольких недель.

Эксидия встречается на древесине хвойных и лиственных пород. На ветвях лиственных деревьев часто поселяется *эксидия гландулоза* (E. glandulosa). Ее черные подушковидные глянцевые плодовые тела бывают высотой до 2 *см* и диаметром 10 *см*. Поздней осенью на тонких веточках березы, ивы и ольхи появляются изящные полупрозрачные воронки *эксидии рецизы* (E. recisa, табл. 53). На коре отмерших стволов сосны и ели можно нередко найти *эксидию сахарину* (E. saccharina). У этого гриба плодовые тела имеют неправильную форму, верхняя сторона их очень волнистая и морщинистая. Они достигают диаметра 10 *см* и имеют коричневую окраску жженого сахара.

Род *дрожалка* (Tremella) объединяет грибы, которые в принципе имеют плодовые тела такого же строения, что и в роде эксидия. Но, как правило, дрожалки бывают более яркие, желтые, оранжевые, часто имеют кустисто-лопастную форму. Эти два рода различаются и формой спор, которые у эксидии алантоидные, а у дрожалки шаровидные или яйцевидные.

Самый обычный гриб рода дрожалка — Tremella mesenterica, имеющий лопастные ярко-желтые плодовые тела, которые появляются на сухих веточках лиственных пород поздно осенью. Он растет как сапрофит и относится, как и многие эксидии, к зимним грибам.

Кроме сапрофитов, среди дрожалок есть немало и микофилов, паразитирующих на других грибах. На гимении афиллофорового гриба Aleurodiscus amorphus растет *дрожалка грибо-любивая* (Tremella mycetophiloides). Ее плодовые тела маленькие, бугорковидные, почти бесцветные или бледно-коричневые. Такие же маленькие плодовые тела имеет *дрожалка бугорчатая* (T. tubercularia), развивающаяся на стромах крупных пиреномицетов. Как правило, грибы этих двух видов не оказывают заметного влияния на развитие тех грибов, на которых они паразитируют, но некоторые микопаразиты из рода Tremella все-таки вызывают уродливость плодовых тел своих хозяев.

Дрожалка T. encephala паразитирует на грибах Stereum sanguinolentum и других видов этого рода, растущих на хвойных породах. Плодовые тела этой дрожалки почти шаровидные, извилисто-морщинистые, диаметром до 1,5 *см*, охряные. В разрезе видно, что они имеют белую, сравнительно твердую, мясисто-кожистую сердцевину, которая покрыта тонким охряным студенистым слоем. Белая сердцевина — это изменившееся под влиянием паразита плодовое тело гриба рода Stereum, а сам паразит имеет вид студенистой пленки.

Своеобразный род *псевдохиднум* (Pseudohydnum) представлен лишь одним видом *псевдохидиум желатиновый* (P. gelatinosum). Его боком прикрепленные, белые и полупрозрачные, диаметром до 7 *см* шляпки растут на гниющих хвойных пнях. На нижней стороне шляпки располагаются конические шипы длиной до 7 *мм*, как у ежовиковых грибов. Крупное студенистое плодовое тело этого гриба в сухую погоду не так легко теряет воду, как плодовые тела эксидии и дрожалки, но после высыхания умирает. Оно служит как бы резервуаром воды и за счет запасенной в нем влаги гриб живет и спорулирует длительное время, даже в сухую погоду.

Род *тремискус* (Tremiscus) также представлен только одним видом — *тремискус гельвеллоидес* (T. helvelloides, табл. 53). Это сравнительно крупный гриб. Его прямостоящие лопатообразные или воронковидные плодовые тела имеют желтовато-красную окраску и бывают высотой до 10 *см*. Может показаться, что растут они прямо на почве, но в действительности их субстратом является погруженная в почву древесина. T. helvelloides поселяется в сосновых борах, но его можно встретить и в дубравах. Он съедобен, отличается приятными вкусовыми качествами.

СЕМЕЙСТВО ДАКРИМИЦЕТОВЫЕ (DACRYMYCETACEAE)

Дакримицетовые грибы имеют базидии с очень характерным строением. Зрелые базидии вилообразные, у них по одной споре на верхушках обоих ответвлений (удлиненных и утолщенных стеригм). В отличие от всех остальных базидиомицетов дакримицетовые грибы имеют многоклеточные базидиоспоры (многоклеточные базидиоспоры встречаются еще и у некоторых представителей рода септобазидиум из порядка аурикуляриевых). Споры обычно имеют 3—7 поперечных перегородок, но встречаются и с 15 перегородками, а также бывают как с поперечными, так и с продольными перегородками. Грибы лишь некоторых видов имеют одноклеточные споры. Плодовые тела дакримицетовых грибов разнообразны: широкораспростертые, кортициевидные, студенистые подушковидные, хрящеватые, чашевидные, булавовидные или кустисторазветвленные, как рогатиковые грибы. Почти все они желтые или оранжевые благодаря содержанию каротиноидных пигментов в базидиях и спорах и в вегетативных гифах плодовых тел.

У многих дакримицетовых студенистые плодовые тела примерно того же типа, что у родов эксидия и дрожалка.

Все дакримицеты — сапрофиты на гниющей древесине. Представителей кортициоидной жизненной формы в этом семействе относят к роду *цериномицес* (Cerinomyces). Они имеют широко распростертые тонкие сухие плодовые тела. Следует обратить внимание на то, что стеригмы у представителей этого рода той же длины, что и у видов со студенистыми плодовыми телами. Это означает, что длина стеригм у дакримицетов — не чисто функциональное явление, как у представителей дрожалковых (Tremellales), а стабильный и основной признак этой группы грибов.

Бугорковидные или подушковидные плодовые тела характерны для грибов рода *дакримицес* (Dacrymyces). На опавших ветках и на поваленных стволах хвойных деревьев растет *дакримицес деликвесценс* (Dacrymyces deliquescens). Его плодовые тела встречаются группами на участках длиной до 30 *см* и шириной 10 *см*, где развивается мицелий гриба. Мицелий растет на сравнительно ограниченной площади, но интенсивно разлагает древесину. Участки древесины, зараженные D. deliquescens, всегда четко ограничены, темнее и гораздо влажнее окружающей древесины, а во время полного развития плодовых тел зараженная древесина становится ломкой. Плодовые тела этого гриба появляются в виде мягкостуденистых оранжевых бугорков и подушечек. Сначала в них развиваются не базидии, а органы бесполого размножения, и поверхность покрыта массой о и д и й (а р т р о с п о р). Но при дальнейшем развитии плодовое тело меняет свою окраску, бледнеет и становится желтоватым. Изменения в окраске плодового тела связаны с прекращением образований оидий и развитием базидий и базидиоспор. В колонии гриба можно наблюдать плодовые тела в разных стадиях развития, как с оидиями, так и с базидиями. У грибов некоторых видов этого рода бесполое размножение отсутствует, а в плодовых телах сразу развиваются базидии (табл. 32).

Для дакримицеса характерно прорастание спор не прямо в гифы, а в маленькие шаровидные конидии, причем каждая клетка споры дает одну конидию.

Гриб *калоцера вискоза* (Calocera viscosa) на первый взгляд напоминает рогатиковые грибы: он имеет роговидные, кустисторазветвленные, ярко-оранжевые плодовые тела. Может показаться, что они растут на почве, но в действительности субстратом служит погруженная в почву гниющая древесина. Осенью они часто встречаются в хвойных лесах. Несмотря на большое сходство с рогатиковыми грибами, Calocera viscosa можно легко узнать по жесткой, хрящеватой консистенции плодового тела (табл. 32).

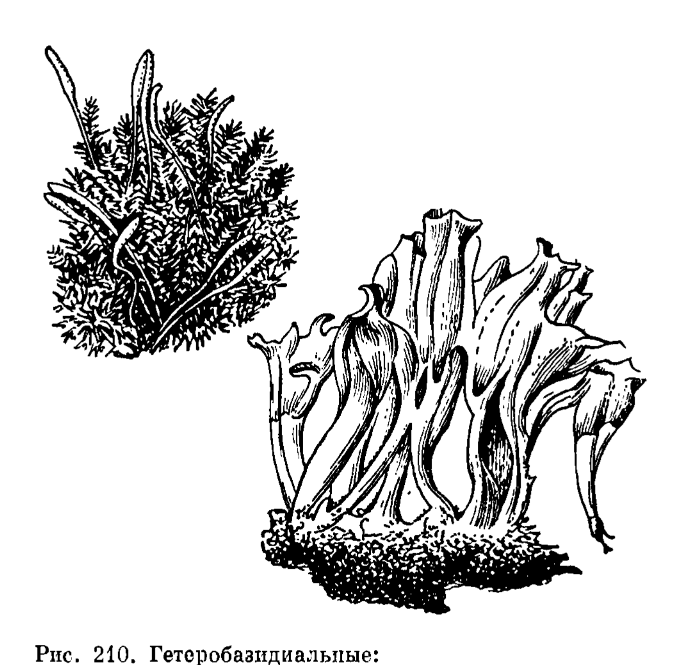


Рис. 210. Гетеробазидиальные:

в в е р х у — зокронарциум мусциколя (Eocronartium muscicola); в н и з у — дакриопинакс спатулярия (Dacryopinax spathularia.

Calocera cornea отличается от C. viscosa маленькими, высотой до 1,5 *см*, неразветвленными плодовыми телами. Гифы ее мицелия развиваются в поверхностных слоях древесины, внутри ее клеток. Под самым верхним слоем древесины образуется крупное бесформенное сплетение гиф, на котором очень быстро развиваются плодовые тела в виде маленьких желтых зубцов. Желтая пигментация защищает гриб от солнечного излучения. Уже в плодовых телах высотой 1—2 *мм* развиваются гимений и базидии, созревают споры. В очень влажных местах обитания плодовые тела до образования гимения имеют более крупные размеры, чем в нормальных условиях.

Гриб *дакриопинакс спатулярия* (Dacryopinax spathularia) также имеет роговидные или лопатообразные плодовые тела, но гимений развивается только на одной их стороне, а другая остается стерильной, в отличие от калоцеры, у которой гимений покрывает всю поверхность плодового тела. D. spathularia — обитатель тропических и субтропических регионов, встречается и на Дальнем Востоке. Он имеет сравнительно редкое для деревообитающих базидиомицетов свойство — явно выраженную карбофильность. Чаще всего его можно найти на обуглившихся стволах, где еще нет признаков развития других базидиомицетов (рис. 210).

ПОДКЛАСС ТЕЛИОСПОРОМИЦЕТЫ (TELIOSPOROMYCETIDAE)

Подкласс включает базидиальные грибы, у которых базидия вырастает из толстостенной покоящейся клетки — т е л и о с п о р ы. В цикле развития телиоспора выполняет функцию зимующей стадии — стадии, в которой гриб переносит неблагоприятные условия. Подкласс содержит два порядка: *головневые* (Ustilaginales) и *ржавчинные* (Uredinales) грибов, исключительно паразитов высших растений.

ПОРЯДОК ГОЛОВНЕВЫЕ (USTILAGINALES)

Головневые грибы — интересная во многих отношениях группа базидиомицетов. Известно около 1000 видов головневых грибов, объединенных в 40 родов. В СССР распространены более 300 видов.

Головневые грибы поражают большинство органов своих растений-хозяев, в том числе вегетативные и цветочные почки, листья и стебли, лепестки венчика и чашелистики, тычинки и пестики, плоды и семена. Реже они поражают корни. Пораженные части растений выглядят как обугленные или покрытые сажей. Поэтому заболевания, вызываемые головневыми грибами, носят название «головня».

Головневые грибы распространены от Арктики до тропиков, почти повсюду, где произрастают высшие растения, не исключая пустынь и гор.

Заболевания, вызываемые головней, долгое время были загадкой для исследователей. Их появление объясняли либо нарушением обмена веществ у растений, либо заражением их инфузориями, насекомыми и другими животными организмами. Лишь к середине XIX в. установили, что причина головневых заболеваний — микроскопические грибы, ведущие паразитический образ жизни.

Трудом многочисленных ученых-микологов, в первую очередь таких, как А. д е Б а р и, М. С. В о р о н и н, О. Б р е ф е л ь д и Ю. К ю н, была подробно изучена биология головневых грибов и уточнено их место среди других грибных организмов.

Образующаяся в пораженных головневыми грибами органах растений-хозяев темная «пыль» (или «сажа») представляет собой скопления головневых спор, которые называют хламидоспорами, телиоспорами. У каждого вида гриба эти споры отличаются особым строением и размерами (рис. 211). Они имеют более или менее округлую форму. Споры головневых грибов обладают плотной оболочкой, состоящей в основном из вещества хитиновой природы, пигментов-меланинов и углеводородов-алканов. Они окрашены в черный, коричневый, желтый или фиолетовый цвет. Оболочка спор предохраняет живую клетку гриба от губительных факторов окружающей среды — воздействия высокой и низкой температуры, сухости солнечных лучей, недостатка и избытка влаги и т. д. Споры головневых грибов чрезвычайно жизнеспособны и могут, прорастая, заразить высшее растение, даже пролежав в покое 20 и более лет. Например, отдельные споры *возбудителя твердой головни пшеницы* (Tilletia levis) сохраняют жизнеспособность на протяжении 25 лет, а споры *возбудителя твердой головни ячменя* (Ustilage hordei) — на протяжении 23 лет.

Каждая головневая спора прорастает с образованием ростковой гифы, или п р о м и ц е л и я, на которой формируются базидиоспоры. Плодовых тел они не образуют. Головневая спора диплоидна, но при прорастании происходит мейоз, в результате которого базидиоспоры становятся гаплоидными. Базидиоспоры отличаются от головневых спор меньшими размерами и тем, что они имеют гладкую тонкую и неокрашенную оболочку. Головневую спору вместе с промицелием рассматривают как базидию, и на этом основании головневые грибы включены в класс базидиальных грибов (базидиомицетов).

Способ прорастания головневых спор послужил основой для объединения головневых грибов в два семейства — устиляговых (Ustilaginaceae) и тиллециевых (Tilletiaceae). Для первого из них характерно прорастание спор с образованием разделенного на клетки промицелия с базидиоспорами по бокам. Представителям второго свойственно прорастание спор с образованием одноклеточного промицелия с базидиоспорами на его вершине.

Головневые грибы гетероталличны: для образования нового поколения спор и для заражения высшего растения необходимо слияние двух внешне одинаковых, но физилогически различных базидиоспор или мицелиальных клеток, относящихся к противоположным полам. Последние нередко обозначаются как + и —.

У одних головневых грибов друг с другом сливаются базидиоспоры, находящиеся на базидии; у других — базидиоспоры, опавшие с базидии, или сливаются мицелии после прорастания базидиоспор; у третьих, у которых базидии не возникают, отдельные клетки фрагмобазидий обособлены перегородками. Половой процесс у головневых грибов состоит как бы из двух этапов. На первом из них происхо-

дит **плазмогамия**, т. е. слияние цитоплазмы двух раздельнополых клеток или гаплоидных мицелиев без слияния ядер. Плазмогамия происходит на покровной ткани растения-хозяина. На втором этапе в созревающих головневых спорах осуществляется кариогамия (слияние гаплоидных ядер). Головневые становятся диплоидными. Половой процесс у головневых грибов (впрочем, как и у других базидиомицетов) как бы растянут во времени и пространстве. От момента плазмогамии до момента кариогамии мицелий разрастается по клеткам, тканям и органам зараженного высшего растения. Естественно, каждая клетка такого мицелия двухъядерна. Заражение растений происходит двухъядерным мицелием, т. е. после полового процесса.

Головневые грибы можно легко вырастить без растения-хозяина на искусственных питательных средах, где они произрастают в гаплоидном состоянии. Это обстоятельство позволяет исследователям изучать многие стороны их биологии, особенно касающиеся их наследственных признаков.

Многие головневые грибы представляют собой прекрасные объекты для решения актуальных вопросов генетики. В частности, гриб Ustilago maydis стал таким же обычным объектом генетических наблюдений, как дрозофила, энотера, кукуруза и мышь.

Внутривидовая изменчивость головневых грибов чрезвычайно велика. Например, от одной генетической чистой линии Ustilago maydis, произошедшей от одной споридии, за несколько лет образовалось в результате наследственных изменений (**мутаций**) несколько тысяч новых линий, отличающихся характером и скоростью роста, строением, окраской и другими признаками.

Способность головневых грибов образовывать значительное количество мутаций (а следовательно, и новых рас) — одна из главных причин, препятствующих проведению успешной селекции сельскохозяйственных растений на устойчивость к головневым грибам. Убедительным примером этого служат исследования расового состава *возбудителя пузырчатой головни кукурузы* (Ustilago maydis, табл. 51) в районе атолла Бикини, где проводились испытания американской водородной бомбы. После взрыва среди облученных культур гриба было обнаружено около 15 000 новых рас, причем 20% из них оказались более вирулентными, чем исходные расы.

Головневые грибы продуцируют в растениях-хозяевах колоссальные количества спор. Например, при заражении зерновки пшеницы грибом Tilletia caries в этой зерновке образуется от 8 до 20 млн. спор, а в одном пораженном колосе — до 200 млн. спор. В 1 *см*³ ткани кукурузы, зараженной грибом Ustilago maydis, возникает до 400 млн. спор. Это означает, что если кукуруза поражена заболеванием на 10%, то на 1 *га* кукурузного поля в конце лета число спор достигает 125 млрд. Каждая отдельная головневая спора способна заразить растение. К счастью, большинство из них со временем гибнет в почве. Если бы это не происходило, то поражение растений на Земле головневыми грибами имело бы катастрофические последствия.

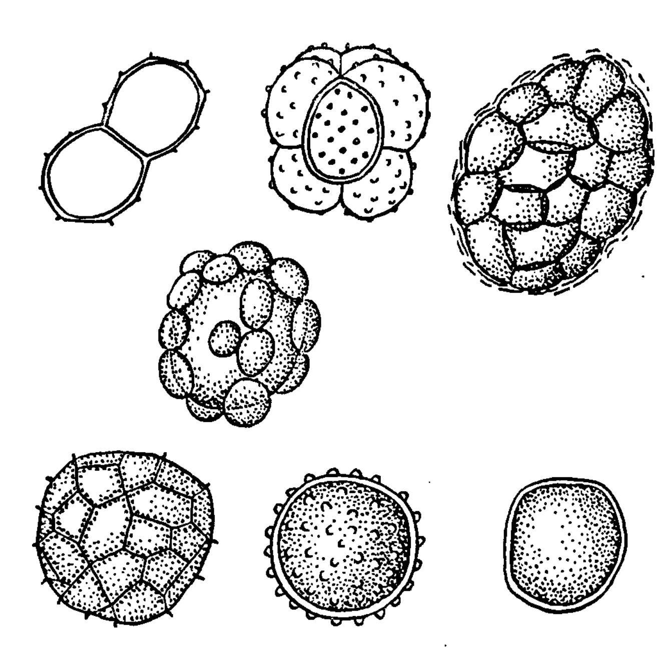


Рис. 211. Различные споры головневых грибов.

Пути заражения высших растений головневыми грибами различны. Основных путей четыре. Первый характеризуется тем, что головневые споры, удерживающиеся на семенах или сохраняющиеся в почве, прорастают на растении-хозяине, в частности на наклюнувшемся семени, еще до того, как образуются всходы. Этот путь заражения свойствен *возбудителям твердой (мокрой) головни пшеницы* (Tilletia caries, рис. 212), *головни ржи* (Tilletia secalis) и *головни ячменя* (Tilletia hordei), *стеблевой головни ржи* (Urocystis occulta) и *стеблевой головни пшеницы* (Urocystis tritici), *пыльной головни кукурузы* (Sorosporium reilianum, табл. 51) и т. д.

Для второго способа заражения, выявленного у *возбудителей пыльной головни пшеницы* (Ustilago tritici) и *ячменя* (Ustilago nuda), характерно прорастание головневой споры на рыльце цветущего цветка, откуда гифы внедряются в развивающийся плод и сохраняются в виде мицелия в покоящемся состоянии в зародыше

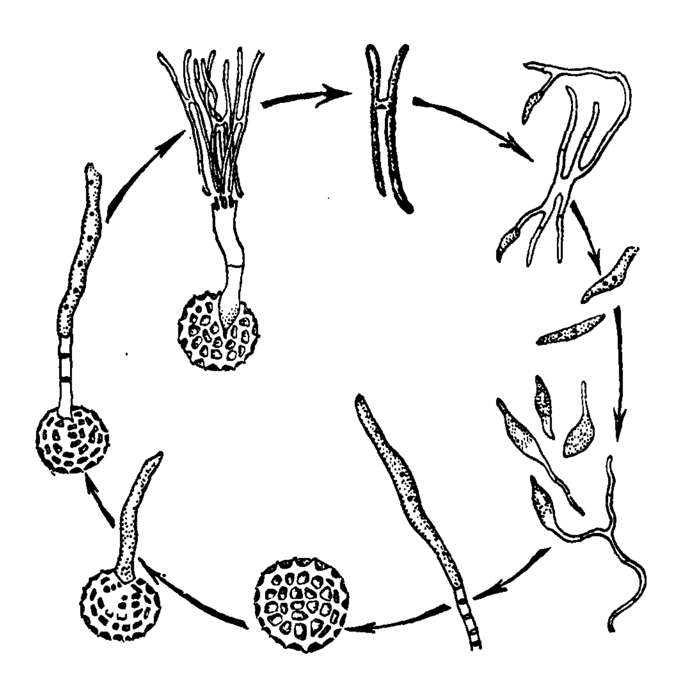


Рис. 212. Цикл развития возбудителя твердой головни пшеницы.

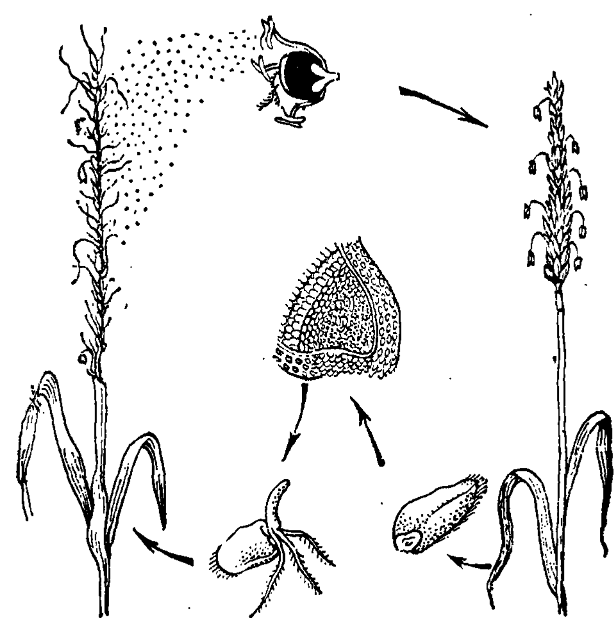


Рис. 213. Цикл развития возбудителя пыльной головни пшеницы.

или оболочке семени до образования всходов в следующем году (рис. 213).

При третьем пути заражения, свойственном, в частности, *возбудителю пузырчатой головни кукурузы* (Ustilago maydis), головневые споры прорастают на молодых, начинающих рост и развитие надземных вегетативных и репродуктивных органах своего хозяина, куда они проникают.

Четвертый способ заражения происходит во время цветения растений-хозяев. Споры головневых грибов прорастают в околоцветник и сохраняются в нем до будущего посева. Внедряется гриб в растение-хозяина при развитии проростков. Таким путем заражает овес *возбудитель твердой головни* (Ustilago levis).

Заражение растений головневыми грибами долгое время остается внешне незаметным. Гриб обычно проникает в очень молодые органы высшего растения, в дальнейшем рост этих органов и разрастание в них мицелия происходят одновременно. Многие головневые грибы, развиваясь в растении-хозяине, после прорастания головневых спор пронизывают весь его стебель, а также нередко и другие органы. Однако многие головневые грибы, например Ustilago maydis, не распространяются далеко от места прорастания споры. Заражение, происходящее подобным образом, местное.

Спустя некоторое время по прошествии так называемого инкубационного (скрытого) периода заражения можно заметить первые признаки заболевания. Инкубационный период при различных головневых заболеваниях неодинаков. Например, при заражении кукурузы грибом Ustilago maydis первые признаки заболевания становятся заметны через 2—3 недели, при заражении грибом возбудителем стеблевой головни пшеницы — через 3 недели и более, а при заражении ячменя грибом Ustilago hordei — через несколько месяцев. При поражении пшеницы и ячменя грибами Ustilago tritici и Ustilago nuda заболевание проявляется через год, а признаки заболевания у злаков, вызванного грибом Ustilago hypodites, обнаруживаются только через три года после заражения.

Мицелий головневых грибов разрастается преимущественно в живых клетках растения-хозяина. Гифы похожи на тонкие бесцветные нити диаметром 5—8 *мкм*. В зараженных клетках гифы образуют **г а у с т о р и и**, которые обычно имеют гроздевидную форму и способствуют обмену веществ между грибом и высшим растением.

Формирование спор большинства головневых грибов происходит в тканях различных частей цветка, плода или семени. У меньшего числа видов споры образуются в тканях надземных вегетативных органов. Формирование спор протекает следующим образом. К концу лета в зараженных растениях и, как уже упоминалось, большей частью в органах размножения возникают отдельные сгустки или скопления мицелия, называемого спорогенным. Его гифы распадаются на отдельные клетки, обо-

лочки которых сначала ослизняются, а затем постепенно преобразуются, приобретая черты строения, свойственного головневым спорам и описанного выше. Скопления формирующихся спор, замещающие собой разрушающуюся ткань растения-хозяина, называют с о р у с а м и. Признаки их строения используются для определения видов. У представителей родов *устиляго* (Ustilago), *сороспориум* (Sorosporium), *текафора* (Thecaphora) и ряда других в споры превращаются все клетки спорогенного мицелия.

Вместе с тем у других головневых грибов, в частности у представителей таких родов, как *уроцистис* (Urocystis) и *доассансия* (Doassansia), часть клеток мицелия в споры не преобразуется и такие клетки остаются в сорусах стерильными.

У многих видов головневых грибов, например, из родов *сфацелотека* (Sphacelotheca), *дерматосорус* (Dermatosorus), *планетелла* (Planetella) и других, сорусы как бы заключены в своеобразную оболочку из стерильных гиф и остатков отмерших тканей растения-хозяина, переплетенных друг с другом. Такую оболочку называют п е р и д и е м.

Характерной особенностью многих видов головневых грибов служит образование у них так называемых клубочков — спор, тесно спаянных между собой и не распадающихся длительное время. Такие клубочки, состоящие из 40—50 и более спор, характерны для родов *сороспориум* (Sorosporium), *текафора* (Thecaphora), *толипоспориум* (Tolyposporium), *толипоспорелла* (Tolyposporella) и др.

У представителей рода *доассансия* (Doassansia) шаровидные клубочки спор окружены слоем стерильных клеток в виде своеобразной плотной оболочки, в то время как у грибов рода *доассансиопсис* (Doassansiopsis) стерильные клетки расположены внутри клубочков. У некоторых головневых грибов, например у Schizonella melanogramma, паразитирующей на листьях осок, или Schroeteria delastrina, поражающей веронику, споры срастаются попарно.

Формирование головневых спор сопровождается постепенным увеличением их размеров, что влечет за собой и рост сорусов. Это приводит к разрывам покровов зараженного органа и к высвобождению спор, разносимых ветром. Разрастание мицелия и образование сорусов, происходящие в зараженном высшем растении, нарушают в нем разнообразные проявления жизнедеятельности, развитие тканей и органов, т. е. приводят к тому, что растение заболевает. Больные растения претерпевают подчас довольно причудливые изменения во внешнем строении. Болезнь может проявиться в виде коростинок, местного разрастания тканей (так называемых галлов), в виде уродств: карликовости, гигантизма, гермафродитизма, израстания, кустистости и т. д. Появление галлов на растениях вызывают грибы многих видов головневых. Наиболее характерно среди них галлообразование у кукурузы, зараженной грибом Ustilago maydis. Они имеют вид внушительных по размерам белесых наростов, которые обычно можно видеть на листьях и стеблях. Во многих случаях поражаются и отдельные зерновки в зараженных початках, а также мужские цветки в метелках. Пораженных зерновок, достигающих подчас размеров кулака, может быть много, и в этом случае весь початок уродливо разрастается.

Внешнее сходство с вздувшимися пузырями позволило назвать заболевание кукурузы, вызываемое грибом Ustilago maydis, пузырчатой головней (табл. 51).

С течением времени разросшаяся ткань галлов темнеет, подсыхает и начинает «пылить». Это означает, что головневые споры созрели.

Не менее своеобразно выглядят метелка и початок кукурузы при пыльной головне (табл. 53), вызываемой грибом Sorosporium reilianum. Галлы в этом случае не образуются, но листья обвертки, лепестки околоцветника и пестики резко вытягиваются в длину. Ко времени сбора урожая вместо початков под оберткой оказывается лишь пылящая сухая черная масса спор. Этот вид поражает также сорго и суданскую траву.

В Китае, Индии и Индонезии на стеблях *китайской гречихи* (Polygonum chinense) встречаются крупные галлы, по форме несколько напоминающие шляпочные грибы. Такие галлы вызывает тоже головневый гриб Liroa emodensis. У нас в Сибири и Средней Азии на соцветиях, стеблях и листьях видов гречихи формируются крупные, диаметром до 2—3 *см*, темно-фиолетовые галлы в результате поражения грибом Melanopsichium austro-americanum. На листьях, стеблях и соцветиях ежовника в европейской части СССР и Средней Азии встречаются довольно значительные галлы, диаметром 1—2 *см*, вызываемые Ustilago trichophora. На корнях растений из семейств изотовых, осоковых, ситниковых галлы образуются при заражении головневыми грибами из рода *энторриза* (Entorrhiza).

Отдельные виды головневых грибов вызывают уменьшение размеров зараженных растений — карликовость. Широко известна, например, карликовость, вызываемая у пшеницы грибом Tilletia controversa. Зараженная пшеница, встречающаяся большей частью на возвышенных участках полей, обычно в 1,5—4 раза ниже, чем нормальная. У этой пшеницы

более длинные пестики, утолщенные завязи и укороченные и утолщенные тычинки, не выступающие наружу во время цветения. Описан любопытный случай, когда головня Urocystis anemones вызвала у *ветреницы дубравной* (Anemone nemorosa) гигантизм листовых пластинок и лепестков венчика. Зараженные цветки достигали 5—7 *см* диаметра и имели сходство с цветком пиона.

Интересно преобразование в строении цветков у двудомного растения *дремы белой* (Melandrium album), которое вызывается грибом Ustilago violacea. У зараженных цветков вместо пестиков образуются тычинки. Однако вместо пыльцевых зерен в таких тычинках можно видеть споры гриба.

Головневые грибы вызывают и многие другие уродства растений, которые изучают науки об уродствах. Тератологические преобразования цветков высших растений головневыми грибами подчас столь велики, что такие пораженные растения неоднократно были описаны в качестве «новых» видов. Так, описанный новый вид ковыля — Stipa hassei — оказался после тщательного исследования лишь одним из обычных видов, соцветия которого тератологически изменены грибом Tilletia wilcoxiana.

В большинстве случаев головневые грибы способны заражать и развиваться лишь в цветковых растениях одного или близкородственных видов. Подобная избирательность свойственна многим паразитическим организмам и является следствием длительной совместной эволюции грибов и растений-хозяев. Головневые грибы заражают как однодольные, так и двудольные цветковые растения. Мхи, плауны, папоротникообразные и голосеменные они не поражают. Известны лишь два вида головневых грибов из рода *меланотениум* (Melanotenium), заражающих папоротники из рода Selaginella, а также «сомнительный» вид Ustilago jussi па можжевельнике (Juniperus).

Более половины видов головневых грибов паразитирует на злаках. Другие семейства, представители которых наиболее часто поражаются головневыми грибами, — это осоковые, сложноцветные, лютиковые, гречишные, фиалковые, гвоздичные и лилейные. В то же время виды около 75 семейств высших растений вовсе не поражаются рассматриваемыми грибами. Следует отметить, что наиболее обычные хозяева головневых грибов — травянистые растения, однако иногда они поражают деревья и кустарники, в частности, из семейств ивовых, лавровых, липовых и розоцветных.

В последнее время описано 3 рода: *леукоспоридиум* (Leucosporidium), *родоспоридиум* (Rhodosporidium), *тиллетиария* (Tilletiaria) — сапрофитных, дрожжеподобных организмов, чьи циклы развития фактически полностью совпадают с циклами развития видов семейства устиляговых. На этом основании упомянутые грибы часто включаются в группу головневых.

Географическое распространение головневых грибов зависит от географического распространения их растений-хозяев. Но в некоторых случаях их ареалы не совпадают. Причина этого — отсутствие в отдельных местах произрастания растений-хозяев условий, необходимых для заражения. Такими условиями могут быть жара, холод, чрезмерная сухость, влажность и т. п. Головневые грибы, поражающие культурные растения, обычно распространяются с плодами и семенами. Таким образом, сам человек во многом способствует расселению возбудителей болезней возделываемых им растений. Впечатляющий пример сказанного — история распространения пузырчатой головни кукурузы. Родина этого заболевания — районы возделывания кукурузы американскими индейцами. Как известно, именно оттуда кукуруза, а вместе с ней и возбудители ее заболеваний проникли в Европу в конце XV столетия. Пузырчатая головня была описана в Европе в XVIII в. французскими натуралистами. В 1829 г. она впервые была отмечена в Австрии, а в Германии это заболевание известно с 1833 г. Постепенно сведения об этом грибе получены и из других стран.

На территории нашей страны возбудитель пузырчатой головни встречается практически во всех районах кукурузосеяния. В 60-х годах в связи со значительным расширением посевов кукурузы произошло еще большее увеличение его ареала.

Интересно, что мексиканские индейцы с давних времен употребляют в пищу молодые галлы на кукурузе, возникающие при пузырчатой головне, приготавливая их особым образом.

В отдельных районах Китая и на острове Тайвань также с давних времен используют в пищу побеги *водяного риса* (Zizania aquatica), разросшиеся под влиянием гриба Ustilago esculenta (до образования его спор).

Есть сведения, что водяной рис специально заражают этим грибом, чтобы изготовить из него продукт питания.

В нашей стране водяной рис бывает поражен головней Ustilago esculenta в Приморском крае и в Новосибирской области.

Ткани, разросшиеся под влиянием упомянутых грибов, съедобны лишь до того времени, пока в них не созрели споры. Вопрос о ядовитости спор головневых грибов для организма животных и человека не решен окончательно. Многие считают, что они безвредны. Однако есть сведения и о том, что споры могут вызывать отравление и аллергию. Иногда наблюдают

случаи поражения органов дыхания у животных и человека под влиянием спор.

Основное практическое значение головневых грибов связано с тем, что они ежегодно наносят большой ущерб сельскому хозяйству всех стран мира. Заражение этими грибами приводит к снижению урожая в отдельные годы на 20—30% и более.

Наиболее вредоносны головневые грибы, поражающие зерновые культуры. Таковы уже упомянутые выше *возбудители пузырчатой и пыльной головни кукурузы* (Ustilago maydis, Sorosporium reilianum). Эти грибы особенно вредоносны в давних районах кукурузосеяния — на Северном Кавказе, на Украине и в Молдавии. Например, при поражении пузырчатой головней лишь одних стеблей недобор зерна может оказаться более 40%.

Среди головневых заболеваний пшеницы наиболее опасны твердая (возбудитель Tilletia caries), пыльная (возбудитель Ustilago tritici) и карликовая (возбудитель Tilletia controversa). При твердой головне покровы зерновок подсыхают и споры, замещающие в зараженной зерновке эндосперм, высвобождаются после созревания при механическом разрушении покровов.

Важно отметить, что больные и здоровые колосья часто плохо различимы. Их можно заметить, когда они не сгибаются под тяжестью зерна и околоцветник их цветков бывает растопырен. При пыльной головне после распыления созревших спор, длящегося 2—8 дней, у пшеничного колоса сохраняются лишь деформированные колосковые чешуи и осевые органы. При карликовой головне поражение зерновок во многом сходно с их поражением при твердой головне. Основным отличием карликовой головни является уже отмеченное выше значительное укорочение стеблей, а также кустистость растений.

В Индии и некоторых других странах пшеницу поражает опасный *возбудитель мокрой, или индийской, головни* (Neovossia indica). Имеется опасность появления этого вида и в нашей стране.

В посевах ржи обычны твердая (возбудитель Tilletia secalis) и стеблевая (возбудитель Urocystis occulta) головня. При заболевании стеблевой головней на листьях и стеблях возникают темные продольные полосы, листья скручиваются и подсыхают, сами растения отстают в росте и колосья у них часто не образуются.

Одни из наиболее вредоносных заболеваний ячменя — твердая и пыльная головня. Возбудители этих болезней (Ustilago hordei, Ustilago nuda и Ustilago nigra) заражают и разрушают ткани всех органов колоса, за исключением осевых (рис. 214): Ustilago nuda заражает цветки, а U. nigra и U. hordei — всходы.

На различных видах овса, преимущественно на овсе посевном (Avena sativa), встречаются два вида головневых грибов — Ustilago avenae и Ustilago levis, причем вызываемые ими заболевания также носят название пыльной и твердой головни. Ущерб от этих заболеваний связан с поражением колосков и зерновок. При пыльной головне споры из пораженных колосков распыляются свободно, так как их более раннему созреванию сопутствуют высыхание и растрескивание тканей зерновки и околоцветника. При твердой головне ткани зараженных зерновок не лопаются и споры сохраняются в них, просвечивая через сохранившиеся чешуйки.

Головневые болезни поражают и такие культурные растения, как рис, сорго, просо и лук. Заболевают ими и многие луговые злаки. Колоски риса заражаются грибом Neovossia horrida, а листья — грибом Entyloma oryzae. Интересно, что споры Neovossia horrida прорастают в воде. Это очевидное приспособление к условиям возделывания риса — растения, чрезвычайно влаголюбивого.

Сорго в нашей стране поражают четыре вида головневых грибов. Об одном из них — *возбудителе пыльной головни* (Sorosporium reilianum, табл. 52) — упоминалось ранее. Мелкопузырчатую головню сорго вызывает Sphacelotheca sorghi. Гриб поражает отдельные завязи, образуя при этом продолговатые вздутия диаметром 3—10 *мм*. Зерновая головня сорго (возбудитель Sphacelotheca cruenta) поражает цветоножки, элементы околоцветника, тычинки и завязи, на месте которых формируются довольно крупные вздутия. Это заболевание в нашей стране встречается сравнительно редко. При крупнопузырчатой головне, вызываемой Tolyposporium ehrenbergii, завязи преобразуются в довольно значительные по размерам мешочки длиной 1,5—2 *см*, заполненные массой темных спор. Крупнопузырчатая головня сорго обычна у нас в Средней Азии, где она наносит большой урон.

На соцветиях проса паразитирует гриб Sphacelotheca panici-miliacei. Пораженная им метелка выходит из влагалища листа в виде продолговатого вздутия длиной 3—5 *см*, прикрытого розовой оболочкой, состоящей из гиф.

Вырастающие из семян всходы репчатого лука, а также чеснока страдают от головневого гриба Urocystis colchici, проникающего в растение через семядоли. Овсяницу (Festuca) заражает головневый гриб Ustilago festucarum, райграс заражает Ustilago perennans, тимофеевку — Entyloma camusianum, ежу сборную — Entyloma dactylidis, Ustilago salvei.

Рис. 214. Поражение головней ячменя.

Рис. 215. Поражение головней пырея.

Головневые грибы паразитируют и на многих декоративных растениях, вызывая их гибель или порчу. На листьях тюльпана гриб Ustilago heufleri образует серые продолговатые вздутия длиной 5—12 *мм*, заполненные темно-коричневой массой спор. Преимущественно в нижней части листьев тюльпана, а также на клубнелуковицах гладиолуса в результате поражения грибом Urocystis gladioli формируются продолговатые темные вздутия, пылящие при растрескивании. На листьях и черешках георгинов изредка встречается Entyloma dahliae, образуя здесь желтовато-зеленые округлые поражения диаметром 2—10 *мм*. На листьях мака обитает гриб Entyloma fuscum, в результате чего на них образуются беловатые или бурые пятна. У фиалок вздутие жилок и черешков листьев вызывает Urocystis violae, а в их завязи развивается Urocystis kmetiana.

На осоке обычна головня рода *цинтрактия* (Cintractia), поражающая разнообразные органы растения, но чаще их завязь. Последняя нередко вздувается и позднее растрескивается, высвобождая, как и обычно при головневых заболеваниях, темную споровую «пыль». Виды головневых грибов из рода *доассансия* (Doassansia) паразитируют на водных растениях из семейств частуховых (Alismataceae), сусаковых (Butamaceae) и ряда других. В частности, на частухе обычен гриб Doassansia alismatis, образующий на листьях пятна со спороношениями.

Повсеместно на стеблях и листьях многих злаков (полевица, пырей, лисохвост, овес, костер, ежа, мятлик и других) — образует спороношения в виде коротких черных полосок гриб Ustilago striiformis (головня полосчатая). Принимая во внимание узкую специализацию головневых грибов, многие исследователи рассматривают этот вид как «сборный», т. е. состоящий из нескольких более мелких видов. Последние хотя морфологически мало отличаются друг от друга, но приурочены строго к одному роду растения-хозяина, не заражая виды других родов.

Важно отметить, что своих хозяев головневые грибы заражают при определенном сочетании метеорологических факторов, прежде всего температуры и влажности почвы и воздуха. Например, максимальное заражение пшеницы грибом Tilletia caries происходит при 8—9° С, а грибом Ustilago tritici при 23—25° С и относительной влажности воздуха более 50%, наиболее заражается овес грибом Ustilago avenae — при 16—19° С и т. д.

Для эффективной борьбы с головневыми заболеваниями крайне важно знать биологию их возбудителей, в частности генетические закономерности их циклов развития, сроки и способы инфекции, жизнеспособность спор, спворопродукцию и пр. Основываясь на знании закономерностей развития того или иного вида, разрабатывают меры борьбы с ними. Эти меры подчас весьма трудоемки и требуют значительных затрат. В нашей стране в настоящее время разработана целая система мероприятий по борьбе с возбудителями болезней главнейших сельскохозяйственных растений. Основным элементом этой системы является протравливание семян. Зерно обрабатывается рядом фунгицидов, убивающих грибы. Наиболее эффективны из них формалин, гранозан, гексахлорбензол, меркуран и др.

В последнее время все более применяют комбинирование фунгицидов и инсектицидов (меркуран, меркургексан) с добавкой микроэлементов. Последние не только уничтожают возбудителей болезней, но и содействуют повышению урожайности растений. Сконструированы специальные машины, проводящие операции по протравливанию зерна фунгицидами.

В целях борьбы с возбудителем пыльной головни пшеницы, а также многих других головневых заболеваний лучшие результаты приносит термическое обеззараживание семян. Режим прогревания семян при этом неодинаков для разных климатических зон СССР и разных сортов.

В средней полосе термическую обработку проводят в теплой воде, нагретой до 45—47° С в течение 2,5—3 *ч*.

Для успешной защиты одновременно следует проводить комплекс агротехнических приемов,

улучшающих рост и развитие растений. Из них эффективны регулярные севообороты, соблюдение которых препятствует накоплению в почве спор возбудителей. Существенное влияние на степень поражения растений головневыми грибами оказывают сроки посева, глубина заделки семян, густота посева, способ уборки урожая, водный режим на полях и т. д.

Существенным мероприятием по борьбе с головневыми заболеваниями растений является создание высокоустойчивых к болезням сортов сельскохозяйственных растений. Трудность выведения таких сортов состоит в том, что устойчивость к целому ряду заболеваний должна сочетаться с их высокой урожайностью. Лучшие советские сорта удовлетворяют этому требованию.

ПОРЯДОК РЖАВЧИННЫЕ (UREDINALES)

Грибы, относящиеся к этому порядку, вызывают заболевания многих растений. Симптомы поражения растений — пятна или полосы обычно ржаво-бурого цвета (табл. 54). Отсюда название всей группы грибов этого порядка — ржавчинные грибы. Ржавчина хлебных злаков и других сельскохозяйственных растений известна с древних времен. Ряд писателей, живших до нашей эры, указывают на широкое распространение ржавчины хлебов в Египте, Греции, Риме и других древних государствах. Есть упоминания и о появлении ржавчины во времена удельной Руси. Опустошительные эпифитотии (массовые очаги) этой болезни на хлебах с древних времен до наших дней привлекли внимание людей к выяснению причин гибели растений при поражении ржавчиной. И хотя древние христиане ежегодно совершали молитвенные обряды в честь бога Робигуса, это не мешало им делать наблюдения в природе о характере заболевания на хлебах. Древние римляне задумывались над тем, может ли ржавчина возникать в результате охлаждения растений или излишнего прогревания солнечными лучами осевших на листьях капель росы. Было замечено также, что растения в низинах поражаются ржавчиной сильнее и что разные сорта растений страдают от этой болезни в разной степени.

Внимание людей к ржавчине было обусловлено теми опустошительными потерями, которые наблюдались при массовом появлении ее на хлебах.

Ржавчинные грибы паразитируют на высших сосудистых растениях из многих семейств. Отличительной чертой этой группы грибов является наличие в их цикле развития нескольких различных по форме и функциям спороношений. Эти спороношения называются стадиями развития гриба. Разные виды спор могут развиваться как на одном растении (однохозяинные виды), так и на разных растениях (разнохозяинные виды).

При развитии ржавчины на растении обычно происходит местное, локальное заражение, т. е. поражение наблюдается на небольшом участке, куда попала одна спора гриба. У небольшого числа видов мицелий может пронизывать все растение и давать так называемое диффузное поражение всего растения. Для ржавчинных грибов характерно также массовое рассеивание спор. Оседая на растениях, споры ржавчины, переносимые ветром на многие километры, вызывают множество местных очагов инфекции на растении одного и того же вида.

Прорастающая спора ржавчинного гриба дает так называемую ростковую трубку, которая чаще всего через устьица проникает в ткани растения-хозяина. Мицелий гриба растет и распространяется внутри тканей растения, посылая в клетки гаустории, с помощью которых происходит питание гриба. Гифы ржавчинных грибов распространяются по межклетникам растения-хозяина. Контакт между цитоплазмой хозяина и паразита осуществляется в кончиках гаусторий. Недавно было показано, что на конце гаустории, примыкающей к цитоплазме растения-хозяина, оболочки нет. В этом месте есть только цитоплазменная мембрана, через которую питательные вещества хозяина переходят в мицелий паразита.

Для знакомства со сложным жизненным циклом ржавчинных грибов удобнее всего рассмотреть развитие *возбудителя стеблевой (линейной) ржавчины злаков* (Puccinia graminis). Этот гриб паразитирует на многих культурных и дикорастущих злаках, при массовом поражении он может полностью погубить урожай. Однако начало его развития отмечается не на злаках, а на растениях совсем другой группы, в данном случае на барбарисе. На листьях барбариса с верхней стороны в конце апреля — начале мая появляются оранжевые пятна. Это спороношение гриба, возникшее на мицелии паразита, находящемся в растении. Спороношение вначале представляет собой клубок гиф, которые затем преобразуются в бутылковидные структуры, погруженные в ткани листа. На вершине этих образований есть отверстие, дно и края их выстланы мицелием гриба, а в полости образуются специальные удлиненные клетки, отделяющие мелкие одноклеточные споры. Эти споры называют спермациями или пикноспорами, а бутылковидные структуры — спермогониями или пикнидами (рис. 216). Спермации и спермогонии возникают на одноядерном мицелии гриба. При их созревании из отверстий выделяется

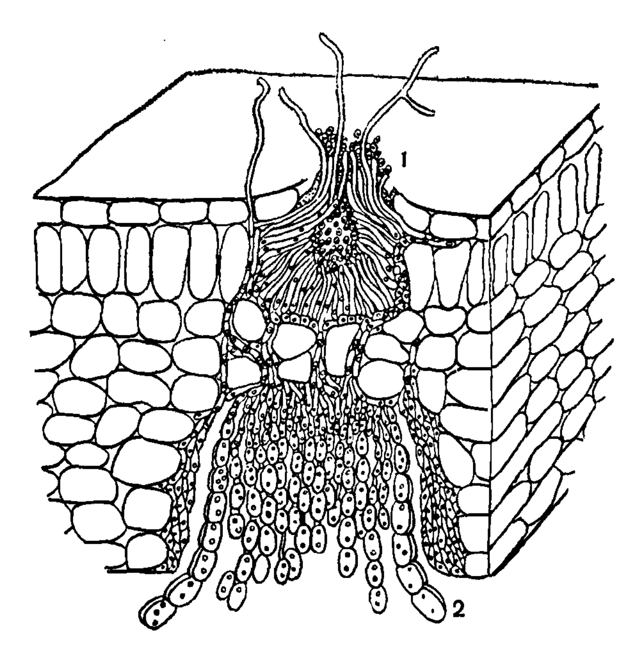


Рис. 216. Пикниды (*1*) и эцидии (*2*) возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Срез через лист барбариса.

сладковатая жидкость, привлекающая насекомых, переносящих споры гриба на другие листья барбариса.

Спермации и образующий их мицелий относятся к различным половым группам. Для дальнейшего развития гриба необходимо, чтобы содержимое двух различных спермациев соединилось друг с другом. Этот процесс по своей функции равнозначен половому процессу, свойственному остальным группам грибов. Соединение мицелиев различных полов может осуществляться насекомыми, которые приносят споры одного пола в спермогонии другого пола. Кроме того, на одном и том же листе прорастающие пикноспоры разных знаков могут подрастать друг к другу. Иногда спора одного полового знака может дать отросток в спермогоний, относящийся к другому полу. Во всех случаях происходит соединение ядер двух различных полов, в результате которого образуется двухъядерный мицелий. Однако слияния ядер в этом случае не происходит, а начинается двухъядерная, или дикариофитная, стадия гриба.

Двухъядерный мицелий располагается под спермогониями внутри листа барбариса и в конце концов формирует на нижней поверхности его под спермогонием вместилище для двухъядерных спор — так называемый э ц и д и й, внутри которого образуются э ц и д и о с п о р ы (рис. 216). Эцидии имеют вид округлых или продолговатых чашечек, окруженных оболочкой, которая называется перидием и состоит из продолговатых бесцветных толстостенных клеток. На дне эцидия образуется слой цилиндрических клеток, от которого в виде цепочек отделяются эцидиоспоры. Между ними обычно находятся особые промежуточные клетки, которые впоследствии разрушаются и таким образом способствуют отделению эцидиоспор. Эцидиоспоры обычно округлой формы, одноклеточные и окрашены в ярко-желтый цвет. После созревания эцидий вскрывается и эцидиоспоры высыпаются во внешнюю среду. Эцидиоспоры, как и эцидии, образуются двухъядерным мицелием.

Для дальнейшего развития гриба необходимо, чтобы эцидиоспоры попали на растения из семейства злаков. На них и начинается основное развитие паразита. После заражения на злаках образуется местный, растущий на небольшом участке ткани растения двухъядерный мицелий, на котором развиваются летние споры гриба, называемые у р е д о с п о р а м и. Они возникают в массе под эпидермисом листа или стебля, а затем в случае стеблевой ржавчины прорывают его, образуя порошащие продолговатые щели, наполненные спорами гриба. Уредоспоры обычно одноклеточные, яйцевидной формы, оранжевые, расположенные на бесцветных ножках (табл. 54). Характерной чертой этого вида спороношения является то, что в течение лета оно может дать несколько поколений уредоспор, которые, попадая на соседние растения при благоприятных внешних условиях, вызывают массовое поражение хлебов (эпифитотию). Споры гриба распространяются от растения к растению ветром. Они могут подниматься воздушными течениями на высоту 2000 *м* и более, переноситься ветром на тысячи километров и, попадая на восприимчивые растения, вызывать их заражение.

Распространение уредоспор на большие расстояния свойственно всем ржавчинным грибам. Их появление в воздухе учитывают с помощью специальных стекол-ловушек, смазанных вазелином или другим жиром. Появление спор ржавчины учитывается специальной службой во всех странах мира и помогает предсказать возможность появления болезни на хлебных злаках в определенных районах.

Интенсивное поражение растения ржавчиной приводит к недоразвитию его, задержке образования колосьев и, таким образом, к гибели урожая.

К концу лета на месте уредоспор на том же двухъядерном мицелии образуются двухклеточные с темной толстой оболочкой т е л е й т о с п о р ы гриба (табл. 54). У возбудителя стеблевой ржавчины они расположены на ножках в т е л е й т о с п о р о н о ш е н и я х (пустулах), прорывающих эпидермис. Телейтоспоры служат для перезимовки гриба. Вначале

они, так же как и образующий их мицелий, содержат два неслившихся ядра. Они зимуют на стерне злаков и способны оставаться живыми в течение всей зимы под снегом. Весной в спорах происходит слияние двух ядер (кариогамия), т. е. идет настоящий половой процесс. В результате этого слияния образуется ядро с двойным набором хромосом — диплоидное ядро. Этот процесс происходит до прорастания спор. Затем диплоидное ядро делится дважды, в результате чего образуются четыре гаплоидных (с единичным набором хромосом) ядра. На каждой клетке телейтоспоры развивается базидия — бесцветная клетка, разделенная перегородками на 4 части. От каждой части отходит бесцветный, утоньшающийся к концу вырост — стеригма, на кончике которой образуется базидиоспора, содержащая одно гаплоидное ядро. Для продолжения развития гриба необходимо, чтобы базидиоспора попала на растение барбариса. При прорастании на листе барбариса из каждой базидиоспоры развивается спермогоний, или пикнида. Поскольку базидиоспоры относятся к двум половым группам (две к одному полу, а две к другому), спермогонии также относятся к двум половым группам.

Таким образом, полный жизненный цикл возбудителя стеблевой ржавчины складывается из пяти следующих друг за другом спороношений: 1) спермогонии, или пикниды, с развивающимися в них спермациями (пикноспорами); 2) эцидии с эцидиоспорами; 3) уредостадия с уредоспорами; 4) телейтостадия с телейтоспорами; 5) базидия с базидиоспорами.

Виды ржавчинных грибов, имеющих в своем развитии все указанные типы спороношений, относят к формам с полным циклом развития. У многих ржавчинных грибов некоторые типы спороношений отсутствуют. Их называют неполными формами. Как указывалось, эти спороношения могут развиваться на одном растении у однохозяинных видов и на различных растениях у разнохозяинных видов. Следовательно, вид Puccinia graminis относится к полным разнохозяинным видам ржавчинных грибов.

Важной особенностью ржавчинных грибов является приуроченность их к паразитированию на определенных растениях-хозяевах. Например, Puccinia graminis состоит из отдельных специализированных форм, которые различаются в основном по паразитированию на отдельных родах семейства злаков. Известны специализированные формы, приуроченные к пшенице (стеблевая ржавчина пшеницы), ржи (стеблевая ржавчина ржи), овсу (стеблевая ржавчина овса). Некоторые специализированные формы поражают дикорастущие злаки — полевицу, мятлик, тимофеевку, вейник и др.

Специализированные формы ржавчинных грибов, в свою очередь, делят на физиологические расы, отличающиеся друг от друга способностью поражать определенные сорта одного и того же вида растения-хозяина. Так, у возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы к настоящему времени выявлено свыше 300 физиологических рас. Во всех районах мира ведется постоянный учет наличия тех или иных рас на посевах пшеницы и других культур, поражаемых ржавчиной. Эта работа нужна для того, чтобы своевременно выводить сорта, устойчивые к определенным расам возбудителей. Ржавчинные грибы отличаются значительной изменчивостью. В природе в результате полового процесса или мутаций происходят постоянные изменения в расовом составе паразитов в отдельных районах. Поэтому учет рас, поражающих сорта, ранее устойчивые к ним, проводится во всех странах мира. В нашей стране широкое распространение получили сорта пшеницы, выведенные академиком П. П. Лукьяненко, — Аврора, Кавказ, Безостая 1, отличающиеся относительной устойчивостью ко многим расам ржавчинных грибов.

Выведение устойчивых сортов — основной способ борьбы с болезнями, причиняемыми ржавчинными грибами. К другим защитным мероприятиям относятся уничтожение промежуточных хозяев гриба (например, барбариса в случае со стеблевой ржавчиной) и недопущение посевов этих растений рядом с посевами зерновых культур.

Агротехнические мероприятия, ограничивающие развитие заболеваний растений ржавчиной, состоят в улучшенном содержании посевов зерновых культур. Химический способ борьбы (обработка посевов ядохимикатами) экономически выгоден только для уничтожения ржавчины на многолетних культурах или для обработки ценного селекционного материала.

Распространение ржавчинных грибов связано с распространением растений, на которых они развиваются. Тесная связь ржавчины и растения обусловлена их совместной эволюцией. П. М. Жуковский, развивая взгляды Н. И. Вавилова, создал теорию сопряженной эволюции паразита и растения-хозяина. По этой теории, в центрах происхождения растений наряду с разнообразием форм растений наблюдается разнообразие форм паразита. Распространение растений по земному шару приводит к распространению рас паразита.

Порядок Uredinales объединяет свыше 4000 видов. Их систематика основывается на строении телейтоспор, поскольку именно в них про-

исходит половой процесс — слияние ядер, образование диплоидного ядра и последующее редукционное деление. Кроме того, телейтоспоры известны как у полных, так и у неполных видов ржавчинных грибов. Телейтоспоры отличаются большим разнообразием. Они могут располагаться на ножке или быть лишенными ее, могут развиваться отдельно друг от друга или в слизистых скоплениях, могут соединяться боковыми сторонами, объединяться в колонки и т. д. У грибов различных видов они отличаются по цвету (от почти бесцветных до темно-коричневых), размерам, форме, поверхности оболочки и т. п. Во всех случаях телейтоспоры служат зимующей стадией гриба.

Порядок ржавчинных грибов делят на два семейства — мелампсоровых (Melampsoraceae) и пукциниевых (Pucciniaceae).

СЕМЕЙСТВО МЕЛАМПСОРОВЫЕ (MELAMPSORACEAE)

В семействе мелампсоровых телейтоспоры без ножек, часто соединены в корочки, подушечки или колонки, развивающиеся внутри клеток эпидермиса или под ним. Сюда относятся большей частью разнодомные виды. Эцидии с перидием развиваются на хвойных, иногда эцидии лишены перидия, в этом случае они развиваются как на хвойных, так и на покрытосеменных растениях.

К роду *мелампсора* (Melampsora) относятся грибы, у которых телейтоспоры, сросшиеся боковыми стенками, образуют под эпидермисом растений плотные корочки. Эцидиальное спороношение — в виде подушечек, не прикрытых эпидермисом. Между цепочками эцидиоспор нет бесцветных разделяющих нитей — п а р а ф и з. Уредоспоры одноклеточные, на ножках, между ними обычно имеются парафизы. Грибы рода мелампсора могут быть однохозяинными и разнохозяинными. Наиболее часто они паразитируют на деревьях лесных пород.

Ржавчина льна (Melampsora lini) причиняет большой ущерб. Этот гриб относится к полным, однохозяинным видам ржавчинников, т. е. все типы его спороношений развиваются последовательно на растениях льна. Интенсивное проявление болезни отмечается обычно в июле, когда на листьях и стеблях льна появляются в массе порошащие подушечки оранжевых уредоспор. Вначале они прикрыты эпидермисом, который затем разрушается, вследствие чего уредоспоры получают возможность рассеиваться ветром и заражать новые растения льна. Уредоспоры яйцевидной формы, их оболочка покрыта шипами. В пустулах между отдельными спорами развиваются удлиненные, расширенные к концу в виде головки парафизы. Уредоспороношение развивается обычно на листьях или верхних частях стеблей. Постепенно на месте уредоспор появляются черные продолговатые пятна, покрывающие растение в виде корочек, — это телейтоспоры гриба (рис. 217). Поражая стебли, телейтоспоры гриба снижают качество волокна растений льна. Гриб зимует на послеуборочных остатках в поле. Иногда болезнь может передаваться с семенным материалом, где гриб находится в виде механических примесей — частиц растений с телейтоспорами. Весной на молодых растениях развиваются весенние споры — эцидиоспоры, которые вначале трудно обнаружить в поле, поскольку они появляются на единичных растениях. К июлю начинается массовое появление уредоспор.

Ржавчина поражает лен сильнее при влажной погоде и умеренной температуре воздуха (16—22° С). У возбудителя обнаружены четыре специализированные формы, паразитирующие на различных видах льна. Специализированные формы, в свою очередь, состоят из физиологических рас. У льна существуют отдельные сорта, устойчивые к одним расам и восприимчивые к другим. Борьбу со ржавчиной льна осуществляют выведением устойчивых сортов, а также большое значение имеют агротехнические мероприятия, ограничивающие инфекцию, — уничтожение растительных послеуборочных остатков, опрыскивание растений химическими препаратами.

Ржавчина сосны, или *«сосновый вертун»* (Melampsora pinitorqua) — разнохозяинный возбудитель болезни молодых побегов сосен. Обычно на них весной появляются удлиненные оранжевые подушечки эцидиев, выступающие из-под разорванного эпидермиса растения. Пораженный побег прекращает свой рост и загибается вниз, а его верхушка продолжает расти вверх. Таким образом развиваются изгибы, искривления стволов сосен, которые обусловили название болезни. При ежегодном поражении сосны «вертуном» деревья принимают форму куста. Мицелий гриба может зимовать в побегах сосны (табл. 54).

Уредо- и телейтостадии гриба развиваются на листьях осины. Уредоспоры шаровидные или эллиптической формы, покрытые на поверхности шипиками. Телейтоспоры типичны для рода мелампсора (рис. 217). Они прорастают в начале весны и отделяют базидиоспоры, которые воздушными течениями переносятся на веточки сосны и обеспечивают развитие эцидиальной стадии, т. е. начало заболевания сосны «вертуном». После попадания спор на побег сосны, через 8—10 дней, появляются эцидии. Это происходит обычно в конце июня. Гриб поражает 10 видов сосен. Два вида сосен — Крымская

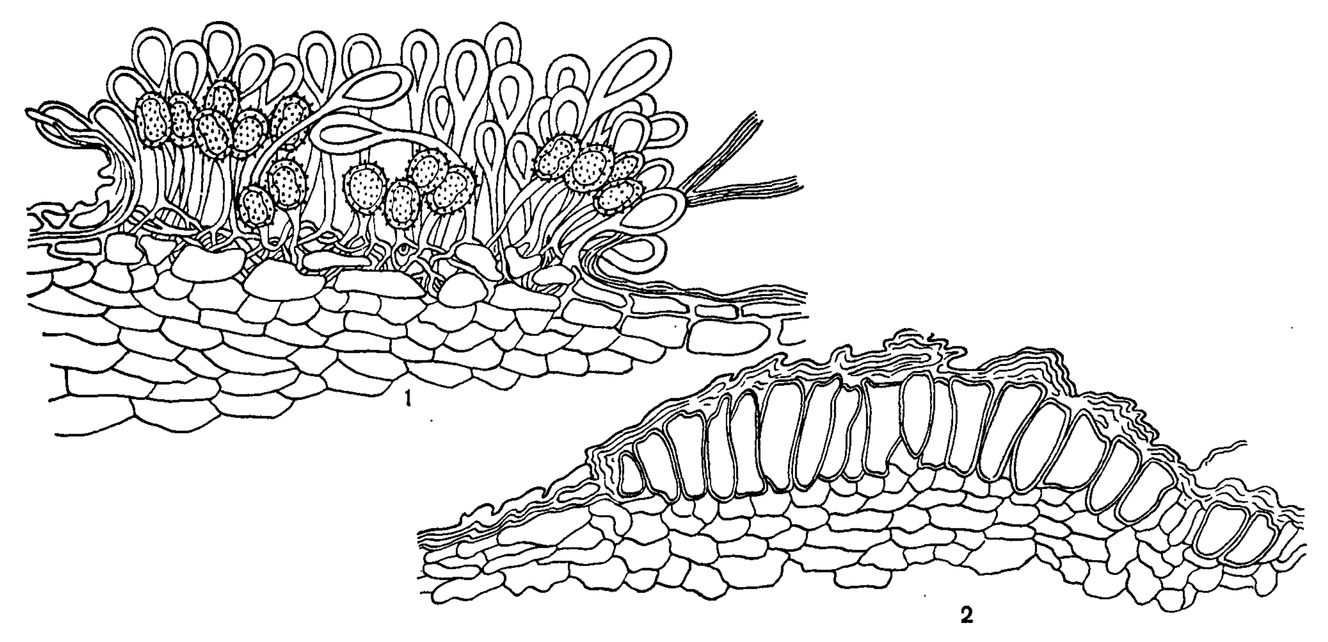


Рис. 217. Мелампсора на льне (Melampsora lini): 1 — уредоспоры; 2 — телейтоспоры.

и Банксова — оказались устойчивыми к болезни. Наиболее часто промежуточным хозяином гриба служит осина. Поэтому одним из мероприятий, ограничивающих развитие болезни, является недопустимость совместного произрастания различных видов осин и сосны. Для борьбы с «вертуном» иногда применяют опрыскивание посадок сосны химическими препаратами.

Бо́льшая часть видов рода мелампсора паразитирует на лесных породах, причиняя им большой вред. При этом чаще всего поражаются растения из семейства ивовых. Ржавчина Melampsora allii-populina развивает телейтоспоры на нижних листьях тополей, а эцидии — на видах лука. В уредо- и телейтостадии на ивовых встречается много других грибов рода мелампсора, эцидии которых развиваются на лиственницах, чистотеле, смородине, крыжовнике, бересклете, пихте и других растениях.

В роде *мелампсоридиум* (Melampsoridium) наиболее известен Melampsoridium betulae, развивающийся на березе. Эцидии гриба напоминают описанные для Puccinia graminis. Уредоспоры на ножках несросшиеся, а все уредоспороношение прикрыто сверху слоем клеток — перидием. Телейтоспоры образуют корочку под эпидермисом. Гриб встречается на березах очень часто.

Представители рода *кронарциум* (Cronartium) характеризуются одноклеточными, не имеющими ножек телейтоспорами, склеенными в длинные роговидные столбики, поднимающиеся из-под разорванного эпидермиса листа (рис. 218). Телейтоспоры прорастают сразу же после созревания осенью, т. е. не зимуют. Эцидии имеют вид белых неравномерно разорванных пузырей.

На ветвях различных видов наших сосен они вызывают болезнь под названием «пузырчатая ржавчина» или рак серянки. Эцидиоспоры в них располагаются в цепочках. Кучки уредоспор покрыты оболочкой — перидием, которая лопается после созревания уредоспор, и они рассеиваются воздушными течениями. Сами уредоспоры желтые, яйцевидные, располагающиеся по одной на ножке.

Столбчатая ржавчина смородины и крыжовника, пузырчатая ржавчина сосны кронарциум (Cronartium ribicola) появляются в середине лета на нижней стороне листьев смородины и крыжовника. Это — оранжевые подушечки, в которых находятся уредоспоры (рис. 218). На верхней стороне листьев против таких подушечек видны желтые пятна. Уредоспоры попадают на новые растения и вызывают у них такое же поражение. К концу лета на месте уредоспор развиваются мелкие, длиной до 2 *мм*, роговидно-согнутые, желтовато-красноватые или буроватые, затем бледнеющие столбики, которые состоят из склеенных одиночных телейтоспор светло-бурого цвета (рис. 218). Телейтоспоры прорастают осенью во влажную погоду и заражают через ранки веточки веймутовой сосны (табл. 55) и сибирской кедровой сосны. Весной через два года на сосне из-под коры выступают эцидии в виде выростов и желтоватых пузырьков. Отсюда и

название болезни — пузырчатая ржавчина. На месте поражения из трещин в коре сосны и кедра перед появлением эцидиев развиваются спермогонии с выступающими из них в сладковатой жидкости мелкими бесцветными спермациями. Затем здесь же развиваются и эцидии. Эцидии образуются весной, а в середине лета эцидиоспоры поражают смородину и крыжовник.

В древесине хвойных грибница многолетняя, а образование эцидиоспор происходит каждую весну в течение многих лет. Уредоспоры на смородине появляются в начале августа и дают несколько поколений с интервалом в 6—10 дней. Поэтому заболевание смородины к концу лета развивается очень интенсивно. Оно приводит к преждевременному опадению листвы, особенно при влажной и теплой погоде во второй половине лета. Гриб имеет две специализированные формы, приуроченные к смородине и крыжовнику. Перекрестное заражение ржавчиной смородины крыжовника и наоборот не удается. Столбчатая ржавчина развивается часто там, где отсутствуют промежуточные хозяева гриба — кедр и сосна. Поэтому предполагают, что уредоспоры гриба могут зимовать на опавших листьях. Для ограничения развития болезни необходимо своевременно уничтожать опавшую листву.

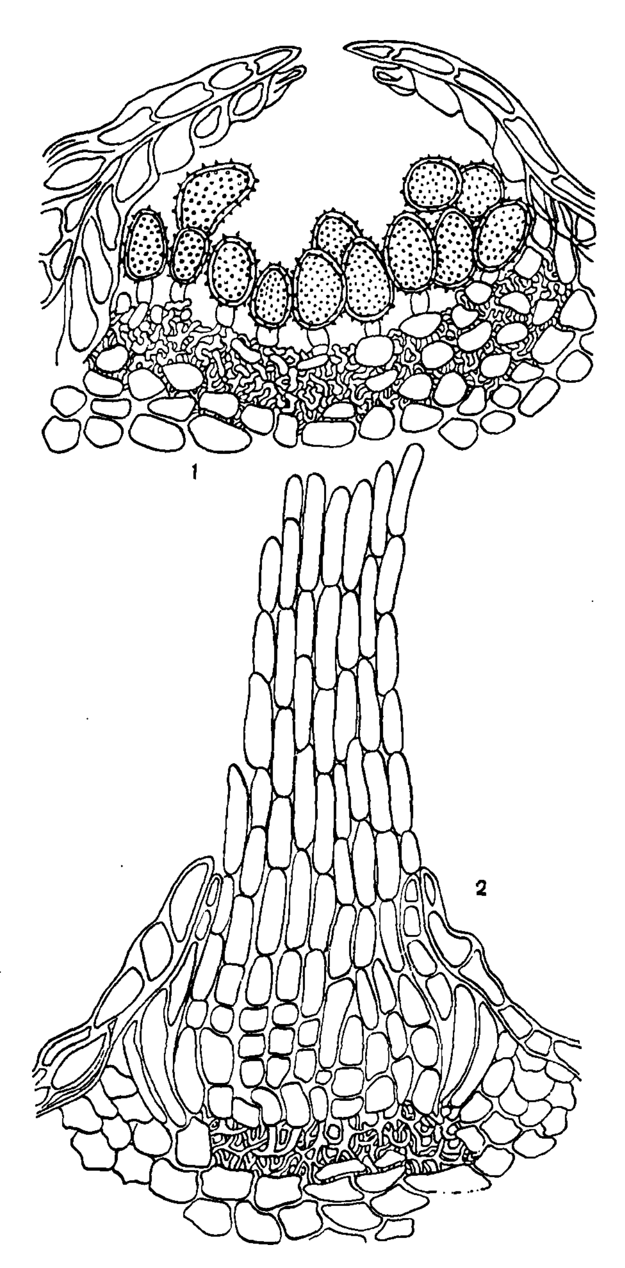


Рис. 218. Кронарциум на смородине (Cronartium ribicola): *1* — уредоспоры; *2* — телейтоспоры.

Из культурных сортов смородины сильнее всего поражается черная. К ржавчине устойчивы сорта черной смородины — Восьмая Дэвисона и Приморский чемпион, сорта красной смородины — Чулковская и норвежский Викинг.

Родина столбчатой ржавчины — Сибирь. В середине прошлого века она была завезена в Европу. В Западной Европе эта ржавчина широко распространена на пятихвойных соснах — кедре, горной сосне. В США и Канаде она представляет опасность для многих видов сосен — сахарной, канадской, веймутовой. Поражение ржавчиной сосен приводит к порче ее древесины. В Северной Америке для ограничения развития столбчатой ржавчины на соснах сокращают площади, занятые промежуточным хозяином гриба — крыжовником и смородиной.

Меры борьбы с заболеванием заключаются в недопустимости совместных посадок указанных видов сосен, смородины и крыжовника, уничтожении листового опада смородины и крыжовника, обрезке и химическом обеззараживании пораженных участков на деревьях сосны и кедра, выращивании устойчивых сортов, опрыскивании листьев смородины и крыжовника химикатами в период распространения уредоспор гриба.

Из других болезней, вызываемых грибами из рода Cronartium, можно назвать *пузырчатую ржавчину обыкновенной сосны* Cronartium asclepiadeum). Уредо- и телейтоспоры этого гриба развиваются на пионах, *ласточнике* (Cynanchus vincetoxicum), *мытнике* (Pedicularis), бальзаминах и других растениях. Строение спор и типы поражения сходны с возбудителем ржавчины смородины и веймутовой сосны. Кроме того, на соснах часто развиваются эцидии Cronartium flaccidum, уредо- и телейтоспоры этого гриба паразитируют на различных видах лютика. Один представитель этого рода (Cronartium quercus) поражает листья дуба.

Грибы рода *хризомикса* (Chrysomyxa) паразитируют на хвое или шишках ели в эцидиальной или телейтостадии. Сюда относятся разнодомные виды с эцидиями на хвое или шишках ели или так называемые микровиды, у которых известны только телейтоспоры на хвое. Эцидии имеют оболочку — п е р и д и й, уредоспоры не прикрыты оболочкой и развиваются в цепочках. Телейтоспоры одноклеточные, соединены в вертикальные ряды, образуют в массе вертикальные красные пучки (рис. 219). Базидиоспоры бесцветные, мелкие, могут переноситься ветром на значительные расстояния.

На хвое ели паразитирует Chrysomyxa abieties. Грибница зимует в хвое и за лето образует одно поколение телейтоспор. Тут же развивается C. deformans, у которого грибница пронизывает все растение. Гриб локализуется в почке, поэтому по мере распускания почек они сразу оказываются пораженными ржавчиной. Телейтоспоры образуют многоклеточные ветвящиеся нити. Все телейтоспороношение имеет вид оранжево-желтых, а иногда и красноватых пучков. На хвое ели образуются также эцидии гриба C. ledi, уредо- и телейтоспоры которого развиваются на багульнике.

К роду *колеоспориум* (Coleosporium) относятся в основном разнохозяинные виды с эцидиями на иглах ели различных видов, уредо- и телейтоспорами на лютиковых, норичниковых, колокольчиковых, сложноцветных. Пикниды имеют форму кубков, эцидии покрыты неравномерно растрескивающимся при созревании перидием. Уредоспороношение похоже на эцидии. Уредоспоры развиваются в цепочках. Телейтоспоры находятся в плоских распростертых пустулах, без ножек, с бесцветной, на вершине сильно утолщенной оболочкой (рис. 220). Телейтоспоры сначала одноклеточные, затем они делятся на 4 расположенные друг над другом клетки, из каждой такой клетки развивается базидиоспора, сидящая на удлиненном выросте — с т е р и г м е. Таким образом, каждая телейтоспора является и материнской клеткой базидии.

Ржавчина сосны и прострела (Coleosporium pulsatillae) развивается на иглах сосны. Вначале появляются кубковидные спермогонии, покрытые тонким светлым перидием. В них находятся очень мелкие бесцветные пикноспоры. Эцидии типичного для этого рода строения с ярко-оранжевыми эцидиоспорами. Уредоспоры появляются на нижней стороне листьев прострела, а на верхней стороне им соответствуют желтоватые пятна.

В течение лета гриб дает несколько поколений уредоспор. Уредоспоры развиваются в коротких цепочках, они овальные, или округлые, оранжевого цвета. Телейтопустулы появляются к осени на нижней стороне листьев в виде мелких ярко-красных пустул, прикрытых эпидермисом. Вначале они одноклеточные, но в конце осени или ранней весной делятся на 4 клетки, превращаясь в базидию. Базидиоспоры осенью заражают побеги сосны, давая ростковые трубки в устьица. Мицелий гриба зимует в сосне и весной развивает пикниды и эцидии. Иногда, в условиях теплой зимы, могут зимовать и уредоспоры.

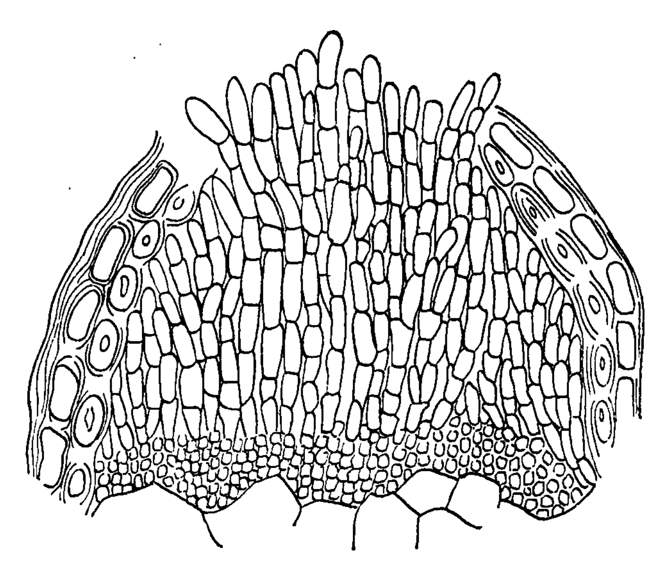


Рис. 219. Хризомикса на ели (Chrysomyxa abieties). Телейтоспоры.

СЕМЕЙСТВО ПУКЦИНИЕВЫЕ (PUCCINIACEAE)

В семействе пукциниевых телейтоспоры на ножках, а если они отсутствуют, то телейтоспоры располагаются в цепочках или головках различной формы. Телейтоспоры могут быть одноклеточными или многоклеточными. Виды, относящиеся к этому семейству, бывают разнохозяинные или однохозяинные.

Род *пукциния* (Puccinia) — самый крупный в порядке ржавчинных грибов: в нем около 1800 видов. Они могут быть однохозяинными и разнохозяинными, с полным циклом развития или редуцированным (неполные формы). Они паразитируют на растениях многих семейств, преимущественно на злаках, осоках, лилейных, зонтичных, сложноцветных.

Эцидий у этого рода с перидием (рис. 216). Телейтоспоры двухклеточные, сидящие по одной на бесцветной ножке (табл. 54).

К роду пукциния относятся важнейшие виды, вызывающие ржавчину зерновых культур. К ним принадлежит и описанная выше *стеблевая ржавчина злаков* (Puccinia graminis), а также следующие возбудители хлебных ржавчин.

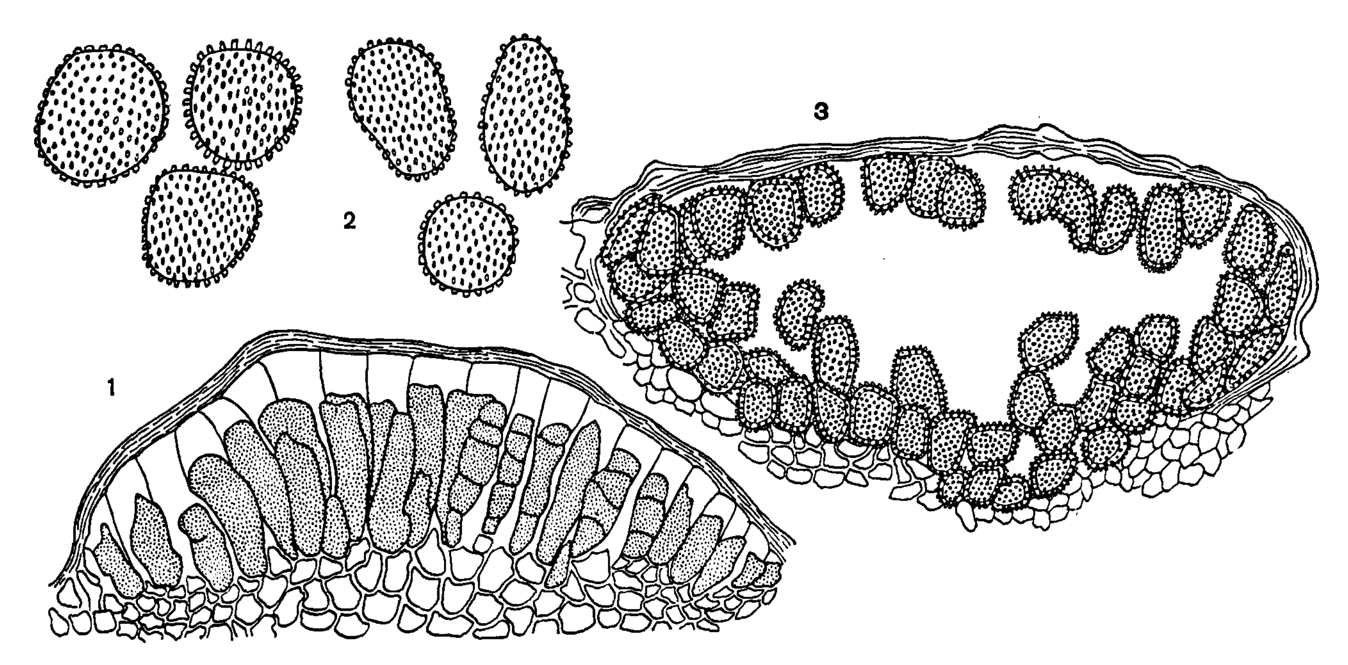


Рис. 220. Колеоспориум на колокольчике (Coleosporium campanulae):

1 — телейтоспоры; *2* — уредоспоры; *3* — уредопустулы.

Бурая (листовая) ржавчина пшеницы (Puccinia recondita f. sp. tritici) *и ржи* (P. recondita f. sp. secalis) — разнохозяинные ржавчинные грибы. Они поражают листья всходов и взрослых растений пшеницы и ржи. Однако массовое развитие болезни наблюдается чаще всего летом, когда на листовых пластинках и влагалищах листьев развиваются бурые, беспорядочно расположенные, прорывающие эпидермис пустулы. В них находятся округлые, реже овально-округлые, покрытые шипиками уредоспоры. Как и у всех видов хлебных ржавчин, уредоспоры дают за лето несколько поколений и способны вызвать массовое поражение пшеницы и ржи.

К осени на месте уредоспор развиваются зимние споры гриба (телейтоспоры). Они образуются в мелких, слегка продолговатых пустулах, прикрытых эпидермисом растения. Телейтоспоры располагаются в них на ножках. Они состоят из двух клеток темно-бурого цвета. Верхняя клетка телейтоспоры закруглена на вершине.

Спермогонии и эцидии грибов развиваются у бурой ржавчины ржи на сорных растениях из семейства бурачниковых — *кривоцвете* (Anchusa arvensis)и *румянке лекарственной* (Anchusa officinalis), у бурой ржавчины пшеницы — на *василистнике* (Thalictrum) и *лещице* (Isopyrum). Возбудители ржавчины во многих районах способны зимовать в стадии уредоспор или уредомицелия на озимых посевах или некоторых дикорастущих травах. В этом случае весной появляются на ржи и пшенице уредоспоры гриба, количество которых резко нарастает в течение лета, достигая максимума к моменту уборки урожая.

Развитие болезни приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, что в конечном итоге снижает качество зерна и приводит к потере части урожая.

Бурая ржавчина встречается во всех районах возделывания пшеницы и ржи. Бурая ржавчина пшеницы может поражать и другие злаки, например ячмень, козью пшеницу, пырей ползучий. Однако на этих растениях заболевание проявляется слабо, и они играют роль только дополнительных источников инфекции пшеницы. Возбудитель болезни существует в природе в виде большого числа физиологических рас, которые в разной степени поражают производственные посевы пшеницы в том или ином районе.

В качестве мер борьбы с болезнью в первую очередь нужны устойчивые к паразиту сорта. В нашей стране выведены и выращиваются сорта пшеницы, устойчивые к наиболее распространенным расам бурой ржавчины. Таковы сорта Аврора, Кавказ, Безостая 1.

Желтая ржавчина пшеницы (Puccinia striiformis) поражает листовые пластинки, листовые влагалища и стебли, на которых образует лимонно-желтые, мелкие, расположенные продольными рядами пустулы с уредоспорами. Иногда этот гриб поражает и колосковые чешуи,

ости и даже семена. В отличие от других видов хлебных ржавчин уредопустулы здесь прикрыты эпидермисом. Уредоспоры шаровидные, оранжевые, покрытые мелкими шипиками. К осени на месте уредоспор образуются телейтопустулы, располагающиеся правильными параллельными рядами. Телейтоспоры удлиненные, булавовидные, часто неправильной формы, со скошенной иногда притупленной верхушкой (рис. 221).

Промежуточный хозяин у этого вида неизвестен. Зимует ржавчина в виде уредоспор или грибницы, причем уредоспоры могут появляться и осенью на озимых посевах. Они способны прорастать при температуре 2—16° С. Лучше всего растения пшеницы заражаются при пониженной в сравнении с другими видами ржавчин температуре — от 4 до 11° С. При температуре выше 21° С заражения растений не происходит и развитие болезни задерживается. Поэтому желтая ржавчина пшеницы лучше всего развивается весной и осенью, а также в местностях с относительно прохладным климатом (предгорные районы Средней Азии и Закавказья). При благоприятных погодных условиях поражение растений желтой ржавчиной может иметь опустошительный характер: например, сильное развитие этой болезни в форме эпифитотии во многих странах Европы в 1961 г.

Особенность желтой ржавчины — способность гриба продолжать свой рост на некотором расстоянии от места внедрения, т. е. развивать так называемый диффузный мицелий. Выявлено, что мицелий паразита может расти на 2,5—2,9 *мм* в сутки.

Гриб может поражать 23 вида растений из семейства злаков. Из культурных видов он поражает ячмень, рожь и пшеницу, а также ряд дикорастущих злаковых трав — пырей, колосняк и др. Однако желтая ржавчина пшеницы относится к особой специализированной форме, которая паразитирует только на пшенице. Желтая ржавчина характеризуется большой вредоносностью и в значительной степени снижает урожай пшеницы. Источниками заражения растений ржавчиной могут быть перезимовавшие уредоспоры, а также семена растений, у которых уредоспоры могут находиться на внутренней поверхности цветковых чешуй.

Борьба с болезнью в первую очередь заключается в выращивании устойчивых к ржавчине сортов. Указанные при описании бурой ржавчины сорта пшеницы (см. стр. 360, внизу)— также относительно устойчивы и к желтой ржавчине. Кроме того, для ограничения болезни имеют значение правильные агротехнические приемы, способствующие лучшему выращиванию растений, а также протравливание или очистка семян от уредоспор желтой ржавчины.

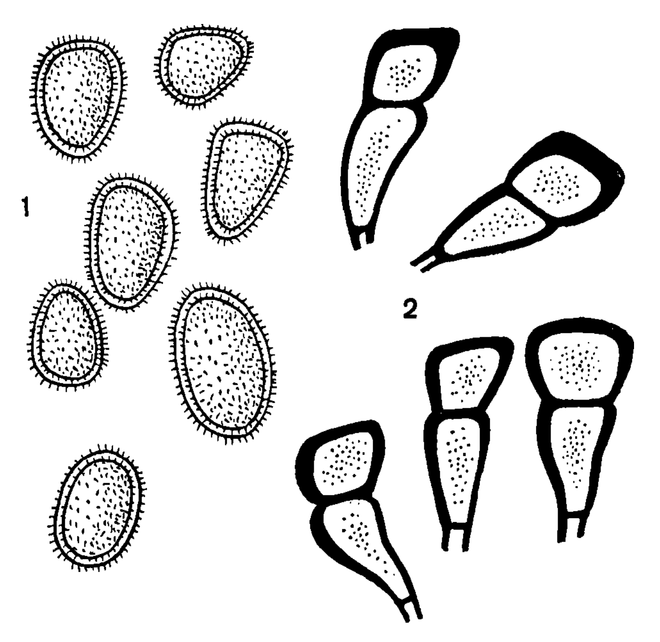


Рис. 221. Желтая ржавчина пшеницы (Puccinia striiformis):

1 — уредоспоры; *2* — телейтоспоры.

Корончатая ржавчина овса (Puccinia coronifera) образует уредопустулы во второй половине лета, обычно после колошения или к моменту налива зерна на верхней стороне листьев овса. Уредопустулы — продолговатые или округлые подушечки ярко-оранжевого цвета. Уредоспоры в них вначале прикрыты эпидермисом, который затем разрывается и споры имеют возможность рассеиваться. Уредоспоры ярко-желтые, шаровидные, покрытые шипиками. По краям в уредопустулах находятся булавовидные нити — парафизы. Споры, попавшие на новые растения, прорастают в каплях росы и посредством ростковой трубки внедряются через устьица в ткани растения-хозяина. Проявление симптомов заболевания наблюдается приблизительно через две недели после заражения.

К осени вокруг подушечек летних спор и чаще всего на нижней стороне листьев образуются телейтопустулы гриба в виде черных, прикрытых эпидермисом колец. Внутри пустул находятся телейтоспоры гриба и парафизы. Телейтоспоры ржавчины имеют своеобразную форму. Они состоят из двух клеток с темной оболочкой, сидят на бесцветной ножке. Верхняя клетка телейтоспоры снабжена выростами в виде рожков или коронки, отсюда название болезни — корончатая ржавчина. Телейтоспоры гриба зимуют на послеуборочных остатках растений, а весной прорастают базидией, так же как у стеблевой ржавчины.

Базидиоспоры заражают промежуточного хозяина гриба — *слабительную крушину* (Rhamnus cathartica), затем на ее листьях развиваются пикниды (с верхней стороны), а потом эцидии (с нижней). Эти спороношения ничем не отличаются от подобных на барбарисе у возбудителя стеблевой ржавчины. Puccinia coronifera в стадии уредоспор поражает в основном овес, кроме того, может паразитировать на пырее, лисохвосте, вейнике, кострах, еже и других злаках.

Кроме слабительной крушины, промежуточными хозяевами гриба могут быть крушины — даурская, уссурийская, Палласа и диамантская.

В наших лесах всюду вместе со слабительной крушиной встречается другой вид крушины — *крушина ломкая* (Rhamnus frangula). На ней также развиваются эцидии, внешне не отличающиеся от эцидиев на слабительной крушине. Однако эцидиоспоры с ломкой крушины овес не поражают. Они опасны только для некоторых луговых трав — овсяницы, ежи сборной, вейника, полевицы, бухарника и др. На них они вызывают ржавчину, которую тоже называют корончатой. Но гриб — возбудитель ее относят к другому виду — Puccinia coronata. Обе корончатые ржавчины распадаются на ряд специализированных форм в зависимости от питающих растений.

Вред, причиняемый овсу корончатой ржавчиной, бывает иногда значительным. Гриб вызывает преждевременное усыхание листьев, что приводит к неполному наливу зерна и, следовательно, к снижению урожая.

Крушина слабительная — один из главных источников заражения овса корончатой ржавчиной. Показано, что по мере удаления посевов овса от зарослей крушины их поражение ржавчиной уменьшается. В СССР издано специальное постановление об искоренении крушины слабительной и недопустимости посевов овса рядом с этим кустарником.

Считается, что у Puccinia coronifera существует около 10 специализированных форм.

Необходима борьба с сорняками, особенно с овсюгом. Целесообразны также посевы овса в более ранние сроки, введение севооборотов и, как и для всех видов ржавчин, выращивание устойчивых сортов. Устойчивы к корончатой ржавчине сорта овса Советский и Льговский 1026.

Карликовая ржавчина ячменя (Puccinia anomala) встречается только на ячмене. Уредоспоры гриба образуют на листьях и изредка на стеблях пустулы. В них развиваются перемешанные с парафизами шаровидные, желтые, покрытые шипиками с бурой оболочкой уредоспоры. Наибольшее развитие карликовой ржавчины отмечается в период молочно-восковой спелости зерна.

Телейтопустулы образуются в конце лета на нижней стороне листьев, прикрытые эпидермисом. Телейтоспоры этого вида отличаются по форме от других видов ржавчины. Они состоят из двух или одной клетки неправильной формы. У одноклеточных телейтоспор оболочка на вершине скошена.

Весеннее (эцидиальное) спороношение развивается на растении из семейства лилейных *птицемлечнике* (Ornithogalum). Гриб может зимовать на послеуборочных остатках, на самосеве ярового ячменя или на озимом ячмене в виде грибницы, давая весной новые поколения уредоспор. Первое массовое появление уредоспор на посевах отмечается в конце июля. За лето гриб дает несколько поколений уредоспор.

Ржавчина распространена во всех зонах возделывания ячменя и наряду с другими видами значительно вредит посевам этой культуры. Для ограничения болезни применяют те же мероприятия, что и для других видов ржавчин на хлебах.

Ржавчина кукурузы (Puccinia maydis) завезена в Европу из Америки в начале прошлого столетия и с тех пор встречается повсюду, где возделывают кукурузу. Наиболее часто она отмечается в Закавказье, на Черноморском побережье Кавказа, на Украине и в Закарпатье.

На листьях кукурузы с верхней и нижней стороны образуются мелкие, округлые, желтовато-коричневые или бурые пустулы, в которых развиваются уредоспоры гриба. Вначале они прикрыты эпидермисом, а затем вскрываются и получают возможность рассеиваться на соседние растения. Уредоспоры дают несколько поколений в сезон. К концу вегетации образуются телейтопустулы очень темного цвета, сливающиеся друг с другом и образующие на листьях продольные полосы.

Телейтоспоры похожи на споры стеблевой ржавчины (табл. 54). Они сохраняют жизнеспособность в течение зимы, а весной прорастают базидией с базидиоспорами. Последние заражают листья травянистого растения кислицы (Oxalis). Однако эцидии на кислице развиваются сравнительно редко. Главное значение в возобновлении инфекции на кукурузе имеют уредоспоры, которые могут зимовать, а затем переноситься ветром и заражать новые растения.

Ржавчина подсолнечника (Puccinia helianthi) относится к однохозяинным видам с полным циклом развития. Все стадии спороношений гриба паразитируют только на подсолнечнике. В 60-х годах прошлого века гриб был завезен из Америки в Европу, а затем в Россию.

Эцидии появляются весной на семядолях и первых настоящих листьях подсолнечника. В большом количестве их можно обнаружить на полях, вышедших из посевов предыдущего года или в местах его обмолота. Эцидии чашевидные, похожие на эцидии стеблевой ржавчины (табл. 54).

Летом на подсолнечнике развивается уредостадия в виде ржаво-бурых подушечек, которые при сильном развитии болезни могут чуть ли не сплошь покрывать молодые стебли и обе поверхности листьев. При этом листья засыхают, скручиваются и растение или прекращает свой рост, или погибает. Уредоспоры дают несколько поколений за сезон. Массовое распространение ржавчины, особенно в начале развития растений, губительно сказывается на урожае подсолнечника.

В середине июля на месте уредопустул развиваются телейтоспоры. Они темно-бурые, с перетяжкой в центре, расположены на длинной бесцветной ножке. Перезимовав, телейтоспоры прорастают базидией. Базидиоспоры затем образуют пикниды и эцидии.

Основным источником заражения являются остатки растений, оставшиеся после уборки, на которых находятся телейтоспоры гриба. Наиболее мощные первичные очаги инфекции поэтому наблюдаются в месте скопления таких остатков.

Советский ученый-селекционер В. С. Пустовойт, скрещивая различные виды подсолнечника, вывел устойчивые к ржавчине высокомасличные сорта.

Основным способом борьбы с ржавчиной подсолнечника, кроме выращивания устойчивых сортов, является уборка растительных остатков с телейтоспорами гриба.

Из других однохозяинных паразитов рода пукциния, имеющих практическое значение, можно назвать следующие.

Ржавчина спаржи (Puccinia asparagi). Ее эцидии появляются в начале лета в виде желтовато-беловатых подушечек, наполненных оранжевыми одноклеточными эцидиоспорами. Затем здесь же развиваются уредоспоры в коричневых уредопустулах. В августе на аспарагусе появляются черновато-бурые продолговатые выпуклые полоски, в которых находятся телейтоспоры гриба. При массовом развитии этой стадии листья быстро засыхают.

Ржавчина мяты (P. menthae) вызывает обычную ржавчину на мяте и других растениях из семейства губоцветных, на которых развиваются все спороношения. Грибница паразита зимует в корнях.

Ржавчина лука (P. porri) развивается на листьях и стеблях лука и чеснока, где последовательно наблюдаются все спороношения гриба. Телейтостадия появляется к концу лета на месте уредопустул в виде темных, прикрытых эпидермисом полос, в которых развиваются двухклеточные, а иногда и одноклеточные зимние споры.

Ржавчина мальвы (P. malvacearum) была завезена в Европу из Америки. Болезнь развивается на культурных и дикорастущих видах мальвы. Обычно на нижней стороне листьев и черешках развиваются серовато-коричневые бархатистые подушечки телейтоспор. Это приводит к засыханию листьев.

Из разнохозяинных видов рода пукциния можно назвать следующие.

Ржавчина ягодных кустарников (P. ribesii-caricis). Ее уредо- и телейтоспоры развиваются на различных видах осок, а эцидии — на крыжовнике и различных видах смородины. На последних ранней весной с верхней стороны листьев появляются спермогонии, а во второй половине мая с нижней стороны листьев — эцидии. Позднее эцидии развиваются на других частях растений, в том числе и на ягодах.

Ржавчина развивается сильнее, если указанные кустарники выращивают в пониженных или влажных местах. Это связано с более тесным контактом гриба, с его промежуточным растением-хозяином — осоками, произрастающими в этих условиях. Вред от ржавчины заключается в преждевременном опадении листвы. Особенную опасность представляет поражение завязей цветков. Прорастание телейтоспор на осоках часто совпадает с периодом цветения смородины. При благоприятных погодных условиях базидиоспоры часто попадают на завязь, что приводит к недоразвитию ягод.

Ржавчина поражает все виды смородин. В нашей стране выращивают устойчивые к болезни сорта, например Чулковскую, Файю плодородную, Гондуин. Меры борьбы заключаются в правильной агротехнике, своевременной уборке опавших листьев, культивировании устойчивых сортов. Иногда применяют опрыскивание растений химическими препаратами.

Ржавчина ревеня (Puccinia phragmitis) в стадии спермогониев и эцидиев развивается на листьях ревеня и щавеля. Уредо- и телейтоспоры гриба паразитируют на тростнике.

К роду *уромицес* (Uromyces) относится около 550 видов грибов. Телейтоспоры их, в отличие от ржавчинных грибов многих других родов, одноклеточные, на ножках. При отделении из пустул спора освобождается вместе с ножкой. Телейтоспороношение образует бархатистые темные подушечки на пораженных органах растений. Уредоспоры ржаво-бурые, типичного для ржавчинников строения, на ножках. Оболочка уредоспор покрыта шипиками.

Представители рода уромицес могут быть однохозяинными и разнохозяинными паразитами. Сюда относят грибы как с полным, так и неполным циклом развития. Они паразитируют чаще всего на растениях из семейств бобовых и молочайных.

У *ржавчины гороха и чины* (Uromyces pisi) уредоспороношение появляется в середине лета (на листьях и стеблях гороха, чины и мышиного горошка). Пустулы в виде ржавых порошащих подушечек, выступающих из-под разорванного эпидермиса. К концу лета они темнеют, так как в них развиваются зимние споры гриба (табл. 54). Гриб зимует в стадии телейтоспор на послеуборочных остатках растений, а весной базидиоспоры, возникшие при прорастании телейтоспор, заражают растения молочая. При этом в первый год на молочае нет эцидиев.

Мицелий гриба перезимовывает в корнях пораженного растения. Весной следующего года мицелий проникает в отрастающие стебли и вызывает их деформацию. Растения при этом принимают уродливый вид. Видоизмененные листья молочая оказываются сплошь покрытыми с нижней стороны эцидиями паразита, из которых выделяются оранжевые эцидиоспоры. Последние попадают на растения гороха или чины и вызывают их заражение — развиваются уредопустулы. Уредоспоры дают за лето несколько поколений.

Таким образом, наличие в посевах гороха и чины сорняка молочая способствует поражению их ржавчиной.

Ржавчину гороха и чины вызывают две специализированные формы гриба, приуроченные к этим растениям. Перекрестное заражение формой гриба с гороха растений чины и наоборот не происходит. Сорта культурной чины могут заражаться также уредоспорами с дикорастущей клубненосной чины.

Для борьбы со ржавчиной применяют опрыскивание коллоидной серой. Эффективна борьба с сорняками (молочаем) и правильная своевременная обработка почвы с целью уничтожения остатков бобовых растений с базидио- и телейтоспорами гриба.

Ржавчина люцерны (Uromyces striatus) относится к разнохозяинным видам. На люцерне большой вред приносят уредо- и телейтостадии гриба. Гриб поражает листья, прилистники, черешки, стебли, цветоножки, плоды, сильно деформируя растения. Эцидии развиваются так же, как у ржавчины гороха, на растении молочае.

Ржавчина люцерны может зимовать в стадии мицелия на послеуборочных остатках растений, особенно в южных районах, где зимой, кроме того, могут выживать и уредоспоры.

Этот вид отличают от других видов рода уромицес по телейтоспорам, покрытым извилистыми, продольными, тонкими бороздками.

Ржавчина клевера (Uromyces trifolii) имеет уредоспороношение гриба в виде ржаво-бурых, легко распыляющихся подушечек, появляющихся в конце июня — начале июля, главным образом на красном клевере. Подушечки обычно располагаются на нижней поверхности листьев и только при очень сильном развитии болезни могут перейти на верхнюю сторону. Позднее и до глубокой осени на них образуются телейтоспоры типичного для уромицеса строения.

Гриб однохозяинный. Однако развитие эцидиев наблюдается редко, и чаще всего он зимует в виде уредоспор или мицелия.

Род *гимноспорангиум* (Gymnosporangium) объединяет около 40 видов, в основном разнохозяинных. Эцидии развиваются обычно на яблонях и грушах, а телейтоспоры — на можжевельнике (табл. 54). Уредоспор нет. Телейтоспоры двухклеточные, на ножках. Внешне они похожи на телейтоспоры пукцинии, но отличаются от них тем, что располагаются на длинных бесцветных ножках. При этом все спороношение соединяется в длинный бесцветный пучок, выступающий из коры пораженных деревьев. Оболочка телейтоспор ослизняется, и они погружаются в слизистую массу.

Эцидии имеют форму выростов в виде конусов, вскрывающихся несколькими продольными трещинами. Эцидии такой формы называют р о с т е л и е м.

Ржавчина яблони (Gymnosporangium tremelloides) *и груши* (G. sabinae) развивает телейтоспоры на можжевельнике. Это поражение носит хронический характер, и поэтому можжевельник служит постоянным источником инфекции для яблони и груши. Эти плодовые растения играют роль промежуточного хозяина, так как они заражаются базидиоспорами с можжевельника.

Примерно в июле на верхней стороне листьев яблонь и груш появляются округлые красновато-оранжевые пятна с мелкими темными точками. Эти точки — спермогонии гриба. Позднее на нижней стороне листьев развиваются эцидии в виде продолговатых, конусовидных или сосковидных выростов, располагающихся группами (табл. 54). После созревания эцидии разрываются звездообразными трещинами у яблони или продольными у груши и из них выбрасываются эцидиоспоры.

В некоторые годы при сильном развитии ржавчины на груше поражаются не только листья, но и побеги и плоды. На целом дереве бывает трудно обнаружить неповрежденные листья. Такое заболевание приносит существенный

вред: деревья не дают прироста, плоды недоразвиваются и опадают раньше времени.

Эцидиоспоры переносятся ветром на можжевельник. На обыкновенном можжевельнике происходит дальнейшее развитие ржавчины яблони, на казацком или южном — ржавчины груши. Эцидиоспоры, попав на хвою или веточки можжевельника, развивают грибницу, которая, разрастаясь в тканях растения, вызывает утолщение ветвей в месте заражения (табл. 54). Заражение эцидиоспорами происходит осенью, а весной на пораженных ветках появляются телейтоспоры типичного для рода гимноспорангиум строения.

В дождливую и теплую погоду телейтоспороношения гриба набухают, достигая 1—2 *см* высоты, затем подсыхают и от них начинают отделяться базидиоспоры, заражающие другие деревья яблони и груши.

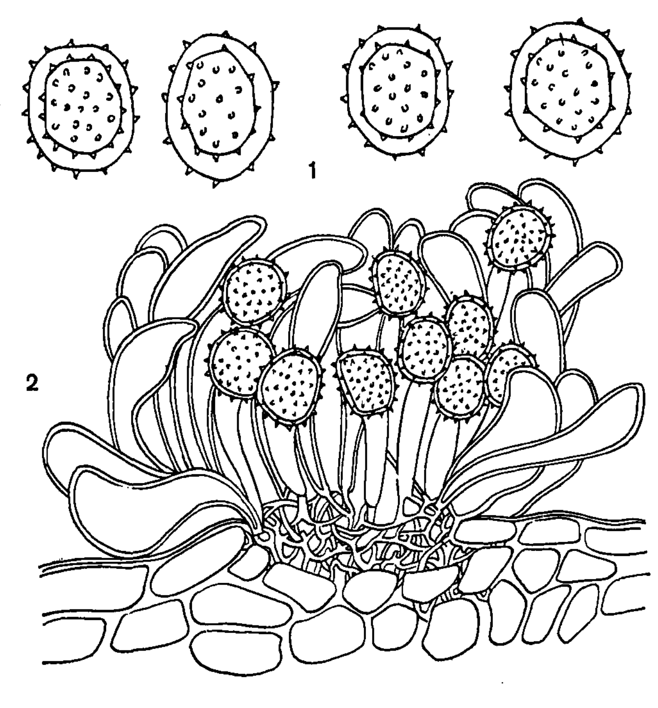
Борьба со ржавчиной осуществляется прежде всего уничтожением зарослей можжевельника, соседствующих с садами, а также опрыскиванием садов химическими препаратами.

Из других менее важных в хозяйственном отношении грибов из рода гимноспорангиум можно назвать *ржавчину рябины* (G. juniperinum), *ржавчину боярышника* (G. clavarieformae). Эти виды развивают телейтоспоры на можжевельниках.

К роду *фрагмидиум* (Phragmidium) относятся однохозяинные ржавчинные грибы, паразитирующие на растениях из семейства розоцветных. Спермогонии на верхней стороне листьев похожи на плоские подушечки, прикрытые эпидермисом. На нижней стороне развиваются эцидии, которые не имеют специального перидия, а с боков окружены многочисленными парафизами. Характерные для этого рода телейтоспоры многоклеточные (состоят из 3—22 клеток), цилиндрические, темно-бурые или черные, на бесцветных вздутых у основаниях ножках (рис. 222).

Ржавчина роз (Phragmidium disciflorum, P. tuberculatum, P. rosae-pimpinellifoliae) вызывается несколькими видами грибов из рода фрагмидиум. Она встречается повсюду на культурных розах и дикорастущем шиповнике. Зимующая грибница паразитов находится в тканях пораженных растений и весной образует на нижней стороне листьев выступающие округлые подушечки, состоящие из оранжевых эцидиоспор. На побегах, цветоножках и черешках роз развиваются крупные эцидии, которые вызывают искривления и утолщения пораженных органов.

При распыливании эцидиоспоры попадают на новые растения и образуют на них грибницу, на которой развиваются уредоспоры, по внешнему виду похожие на эцидиоспоры, но сидя-



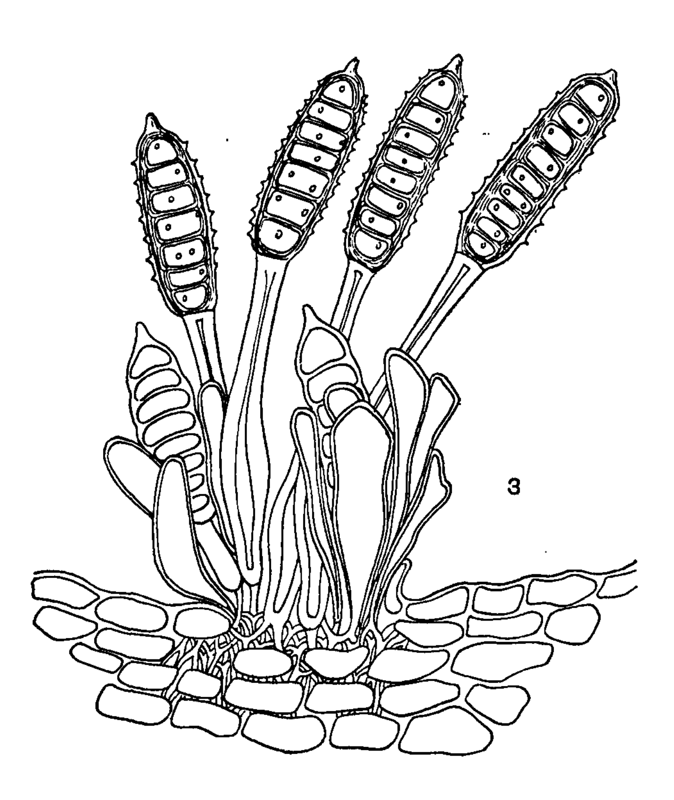


Рис. 222. Фрагмидиум на малине (Phragmidium rubi-idaei):

1 — уредоспоры; *2* — уредоспороношение; *3* — телейтоспоры.

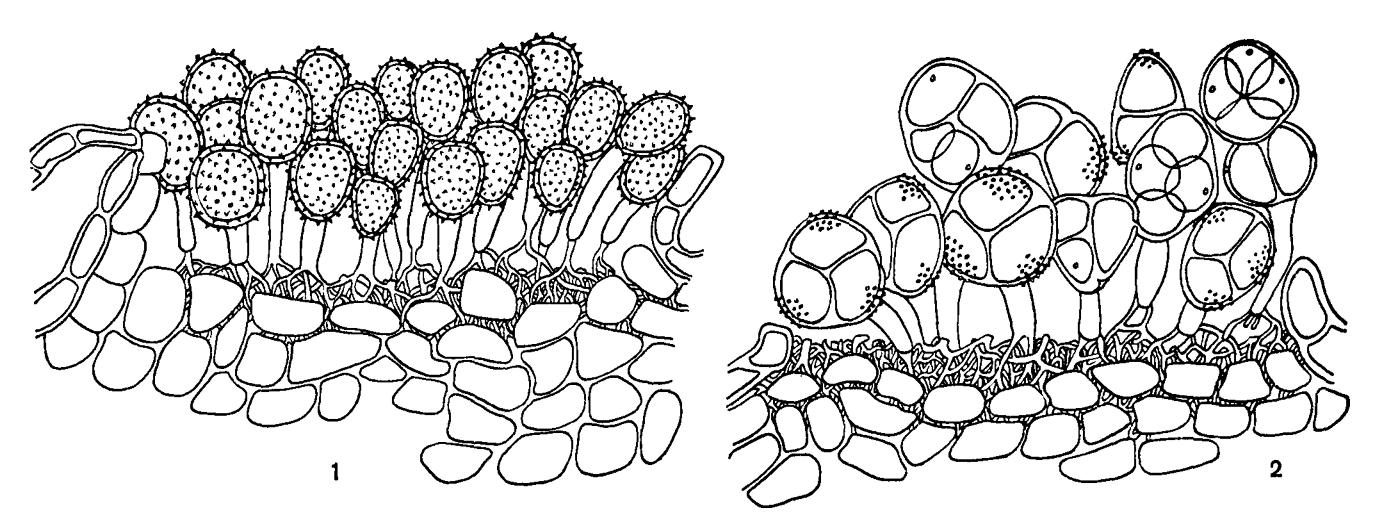


Рис. 223. Трифрагмиум на таволге (Triphragmium ulmariae): *1* — уредоспоры; *2* — телейтоспоры.

щие на ножках. Развитие уредоспор наблюдается в июле с нижней стороны листьев. При этом растения выглядят, как покрытые ржаво-бурой пылью.

Через три недели начинают проявляться темные телейтопустулы гриба. Их небольшие округлые пятна образуют темный налет на нижней стороне листьев роз.

Заболевание ржавчиной вызывает усиленную транспирацию растений, а при сильном поражении — преждевременное усыхание и опадение листьев. Это приводит к ослаблению кустов роз в текущем году и в последующие годы, особенно на 2—3-й год жизни кустарника. Ржавчина причиняет большой вред культуре казанлыкской розы и другим промышленным сортам.

Зимует гриб в стадии телейтоспор на опавших листьях, которые при прорастании весной образуют базидиоспоры, поражающие новые растения. Кроме того, возбудитель может сохраняться в течение зимы в виде мицелия в пораженных побегах растений.

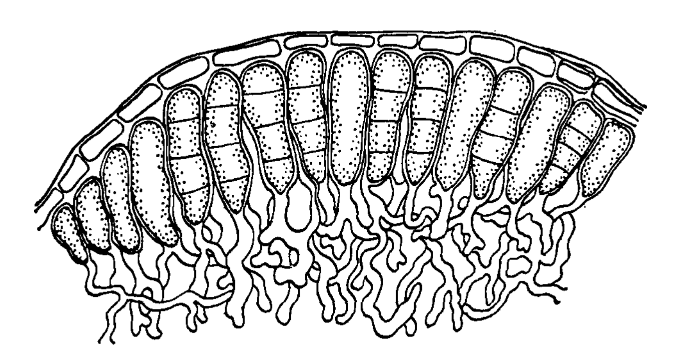


Рис. 224. Охропсора на рябине (Ochropsora sorbi).

Для борьбы со ржавчиной необходимо полностью убирать опавшую листву с телейтоспорами гриба. Кроме того, часто применяют опрыскивание кустов и почвы около них до распускания почек раствором железного купороса, а также проводят ряд опрыскиваний химикатами в течение сезона. К ржавчине устойчива *роза красная* (Rosa gallica).

Ржавчина малины (Phragmidium rubi-idaei)— узкоспециализированный паразит, поражающий только малину, на которой развиваются все спороношения гриба. Эцидии развиваются на нижней стороне листьев в виде мелких светло-желтых бугорков. Если сделать срез через такой бугорок, можно увидеть округлые, покрытые шипиками эцидиоспоры оранжевого цвета. Они располагаются в цепочках и защищены с краев булавовидными бесцветными парафизами. Появляются эцидии обычно в конце мая. В середине и конце лета на нижней стороне листьев развиваются пустулы, состоящие из уредоспор, овальных или круглых по форме, оранжевого цвета, сидящих на ножках и окруженных парафизами. Среди них к осени появляются цилиндрические, темно-бурые, расположенные на бесцветных ножках телейтоспоры (рис. 222).

Листья малины осенью бывают сплошь покрыты темным налетом из телейтоспор. Весной следующего года они прорастают. Из каждой клетки телейтоспоры вырастает базидия с четырьмя базидиоспорами. Попав на молодые листья малины, базидиоспора развивает на них мицелий, а на нем развиваются эцидии.

Развитие ржавчины приводит к преждевременному засыханию и опадению листвы. Борьба с болезнью состоит прежде всего в уборке и сжигании зараженных листьев.

Род *трифрагмиум* (Triphragmium) объединяет однохозяинные ржавчинные грибы, развивающие все спороношения на представителях семейства розоцветных.

Характерный признак трифрагмиума — трехклеточные телейтоспоры. Обычно две клетки располагаются сверху, а одна — снизу споры (рис. 223).

Ржавчина таволги (Triphragmium ulmariae) образует на верхней стороне листьев весной округлые, плоские, желто-красные пикниды (спермогонии) гриба. Эцидии здесь не развиваются, а сразу появляются первичные уредопустулы (крупные, вытянутые, оранжевые выросты), располагающиеся вдоль жилок листьев или листовых почек. Уредопустулы вскоре вскрываются, и споры из них попадают на листья таволги, где с нижней стороны развивается вторичное спороношение. Происходит это через месяц после появления первых уредоспор.

Телейтоспоры уплощены с боков. Три клетки споры, примерно одинаковых размеров, покрыты светло-коричневой оболочкой, иногда с бесцветными бугорками (рис. 223).

Паразитирует гриб на таволге ясенелистной и других видах этого рода. Встречается повсеместно.

К роду *охропсора* (Ochropsora) относится единственный широко распространенный вид — *ржавчина рябины и ветреницы* (Ochropsora sorbi), которая в стадии эцидиоспор паразитирует на *ветренице* (Anemone) различных видов, а в стадии уредо- и телейтоспор — на рябине и иногда на груше (рис. 224). Спермогонии появляются в мае на верхней стороне листьев и их черешков в виде беловатых корочек, вздутых иногда в форме часового стекла. Затем на нижней стороне листьев образуются выросты эцидий, имеющих бокальчатую форму и покрытых вначале белым перидием. Клетки перидия толстостенные. Эцидиоспоры имеют форму неправильных многоугольников с толстой оболочкой, содержимое эцидиоспор бесцветное.

Эцидиоспоры вначале появляются на нижних, прилегающих к земле листьях, а затем на верхних листьях и побегах ветрениц.

Эцидиоспоры заражают листья рябины, на которых с нижней стороны развиваются мелкие округлые порошащие пустулы. В них находится масса сероватых, иногда желтовато-беловатых уредоспор.

К концу лета с нижней стороны листьев рябины развиваются уредопустулы, вначале прикрытые эпидермисом, а затем открытые. Пустулы имеют округлую или продолговатую форму, плоские, красноватого цвета. Они развиваются на листьях небольшими группами.

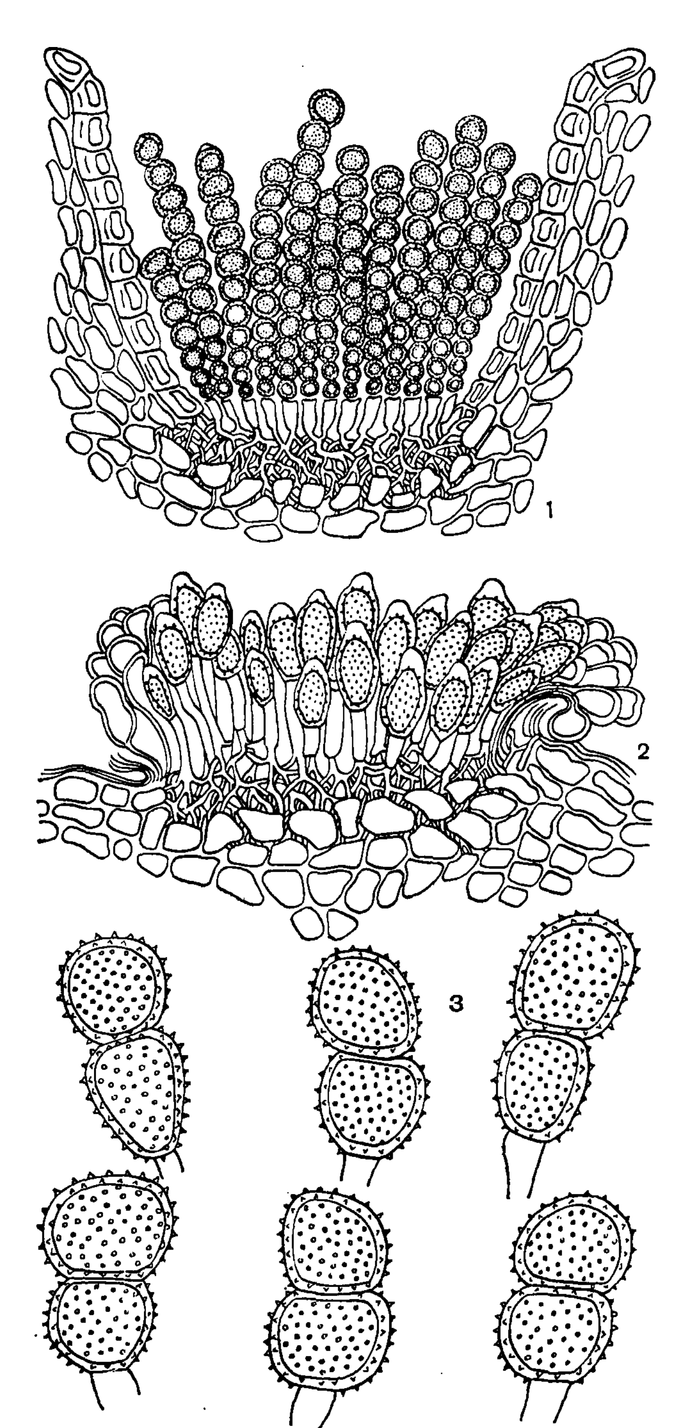


Рис. 225. Траншелия (Transchelia pruni-spinosae):
1 — эцидиоспоры на ветренице; *2* — уредоспоры; *3* — телейтоспоры на сливе.

Внутри пустул находятся телейтоспоры. Они образуют слой тесно прилегающих, вначале одноклеточных, закругленных на вершине клеток. Перед прорастанием каждая телейтоспора делится на 4 клетки, из каждой такой клетки вырастает стеригма с базидиоспорой. Базидио-

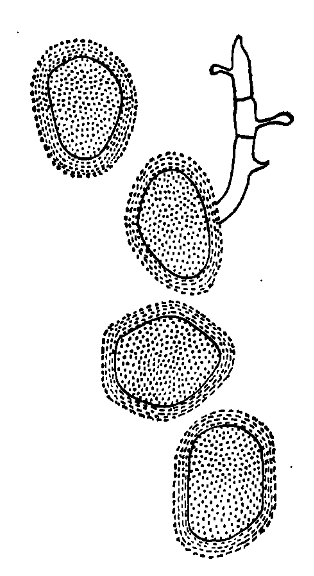


Рис. 226. Эндофиллум на молодиле (Endophyllum sempervivi). Прорастание спор.

споры весной заражают растения ветрениц. Гриб зимует в стадии телейтоспор на опавших листьях рябины. Эта ржавчина встречается в Европе, на Дальнем Востоке и в Японии.

Представители рода *гимнокония* (Gymnoconia) относятся к однохозяинным ржавчинным грибам. В цикле развития их отсутствует стадия уредоспор.

Оранжевая ржавчина малины (Gymnoconia peckiana) распространена на культурной и дикорастущей малине в США и Канаде. Все растения малины, пораженные грибом, имеют карликовый вид.

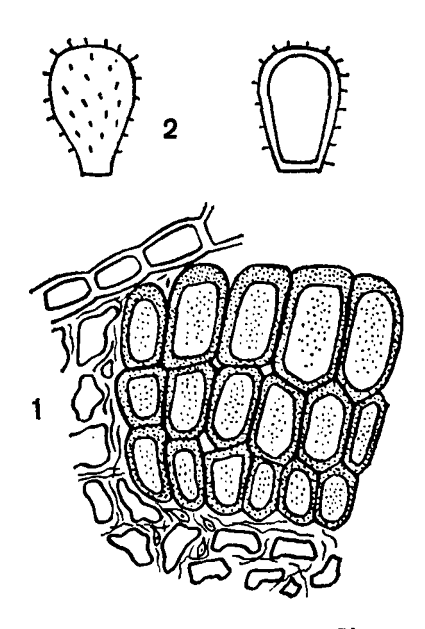


Рис. 227. Факопсора на винограде (Phacopsora vitis): *1* — телейтоспоры; *2* — уредоспоры.

Род *траншелия* (Transchelia) назван в честь известного русского миколога В. А. Траншеля. Для представителей этого рода характерны двухклеточные, с перетяжкой в центре, бурые, покрытые бородавочками телейтоспоры (рис. 225).

Сюда относятся разнохозяинные виды.

Эцидии *ржавчины сливы* (Transchelia prunispinosae) имеют типичное для рода пукциния строение и развиваются в начале мая на различных видах ветрениц. Одноклеточные мелкие эцидиоспоры после созревания попадают на листья сливы, абрикоса, чернослива, персика или миндаля, на которых в конце лета образуются бурые или темно-бурые подушечки уредоспор. Уредоспороношение покрывает листья чаще с нижней стороны почти сплошь. Это приводит к их преждевременному усыханию и опаду.

Борьба со ржавчиной осуществляется путем уничтожения зараженной листвы с осени, а также истреблением сорняков, среди которых могут быть и ветреницы.

У представителей рода *эндофиллум* (Endophyllum) известны только телейто-, базидиоспоры и пикниды. Мицелий гриба пронизывает всю паренхимную ткань листьев, вызывая их деформацию. На таком мицелии развиваются пикниды и телейтоспороношения.

Телейтоспороношение напоминает эцидий, покрытый полукруглым перидием. Телейтоспоры одноклеточные, с шиповатой оболочкой, округлые, в цепочках (рис. 226).

Наиболее известные грибы рода эндофиллум вызывают *ржавчину молодила* (Endophyllum sempervivi) из семейства толстянковых и *молочая* (E. euphorbiae-silvaticae). Указанные виды наиболее известны в Европе.

К роду *факопсора* (Phacopsora) относятся однохозяинные виды. У гриба есть одноклеточные, темно-бурые телейтоспоры, располагающиеся правильными многослойными рядами и прикрытые сверху эпидермисом (рис. 227).

Факопсора в СССР встречается редко. Она приносит значительный вред многим культурам, в основном в Юго-Восточной Азии. Из этого рода наиболее известна *ржавчина сои* (P. sojae) и *винограда* (P. vitis).

К роду *хемилейя* (Hemileia) относят *ржавчину кофейного дерева* (Hemileia vastatrix). Она приносит огромный ущерб посадкам кофейного дерева. Возбудитель развивается в основном в стадии уредоспор. На зараженных листьях находятся пустулы ржавчины, постепенно занимающие всю листовую поверхность. Это приводит к преждевременному засыханию листвы

и ослаблению деревьев. Ослабленные деревья поражаются массой вторичных паразитов и в конце концов погибают. Первоначально пораженные растения дают 10—20% урожая.

Единственное рациональное мероприятие в борьбе с болезнью — вырубка пораженных плантаций, поскольку до настоящего времени не существует устойчивых к ржавчипе сортов кофейного дерева.

Впервые кофейная ржавчина обратила на себя внимание в конце XIX в. на острове Шри Ланка (Цейлон). Она вызвала там массовую гибель деревьев. Это привело к разорению Большого Восточного банка и к полному снятию культуры кофе в этой зоне и замене его чайным кустом.

Уредоспоры кофейной ржавчины легко переносятся ветром на тысячи километров. В связи с этим ржавчина до 1970 г. была распространена во всех районах выращивания кофе, за исключением Латинской Америки. Между тем основная доля мирового экспорта кофе приходится на Центральную и Южную Америку, особенно Бразилию, Колумбию и Мексику.

В 1970 г. впервые кофейная ржавчина была отмечена в Бразилии. Выяснено, что споры ржавчины были занесены воздушными течениями через Атлантический океан из Западной Африки.

В настоящее время ржавчина кофе представляет потенциальную угрозу производству этой культуры в Южной Америке.

История кофейной ржавчины говорит о том, что ржавчинные грибы при массовом развитии могут приносить огромный экономический ущерб сельскохозяйственному производству. Их распространение даже на новые континенты осуществляется с поразительной легкостью.

Для изучения ржавчинных болезней большое значение имеет исследование возбудителей в международном масштабе. Только в этом случае можно предсказать появление тех или иных возбудителей в новых районах.

КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ

(DEUTEROMYCETES, или FUNGI IMPERFECTI)

Дейтеромицеты, или несовершенные грибы, наряду с аскомицетами и базидиомицетами представляют один из крупнейших классов грибов (в нем около 30% всех известных видов). Этот класс объединяет грибы с септированным мицелием, весь жизненный цикл которых обычно проходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполым путем — конидиями, а половые (совершенные) стадии у них отсутствуют.

Дейтеромицеты существенно отличаются от других классов грибов, представители которых имеют обычно общих предков. Это заведомо гетерогенная группа, виды которой связаны по происхождению с разными группами из двух классов — аскомицетов и базидиомицетов. Некоторые микологи, подчеркивая это отличие несовершенных грибов, называют их ф о р м а л ь н ы м к л а с с о м.

Хотя в системе несовершенных грибов мы пользуемся теми же таксономическими категориями, как и для других групп грибов, в них вкладывается иной смысл — это искусственные, формальные группы, выделяемые на основе чисто внешнего сходства организмов, а не их родства. Например, род дейтеромицетов не соответствует истинному роду (группе близкородственных видов). Он представляет искусственную группу, объединяющую виды со сходными конидиальными спороношениями, называемую часто, в отличие от родов других организмов, ф о р м а л ь н ы м р о д о м.

Мы знаем, что часто один род аскомицетов включает виды с разными конидиальными стадиями. Так, у рода микосферелла известны конидиальные спороношения из родов *рамулярия* (Ramularia), *церкоспора* (Cercospora), *септория* (Septoria) и другие, а у рода нектрия конидиальные спороношения из родов *акремониум* (Acremonium), *фузариум* (Fusarium), *туберкулярия* (Tubercularia), *цилиндрокарпон* (Cylindrocarpon).

С другой стороны, конидиальные спороношения различных родов аскомицетов, даже относящихся к разным порядкам, часто бывают очень похожи. В результате этого в один род дейтеромицетов нередко входят виды, связанные по происхождению с представителями не только разных родов, но и порядков и даже классов высших грибов. Род акремониум, например, связан с совершенными стадиями эмерицеллопсис (порядок эуроциевых), хетомиум (порядок сферейных), нектрия (порядок гипокрейных) и кордицепс (порядок спорыньевых), а конидиальные стадии типа *эдоцефалюм* (Oedocephalum) известны как у дискомицетов, так и у некоторых базидиомицетов. Связи с представителями разных классов установлены и у некоторых родов аспорогенных дрожжей, например *кандида* (Candida).

Вегетативное тело дейтеромицетов — хорошо развитый, ветвящийся, гаплоидный мицелий, состоящий обычно из многоядерных клеток. В мицелии всегда присутствуют с е п т ы (перегородки), обычно с простыми порами, как

у аскомицетов (стр. 85, рис. 51). Можно предположить, что имеются дейтеромицеты и с септами типа, характерного для базидиомицетов, но они пока не изучены методом электронной микроскопии. У аспорогенных дрожжей мицелия нет, а вегетативное тело представлено почкующимися клетками (стр. 86).

У большинства дейтеромицетов размножение происходит при помощи конидий. Лишь у немногих из них конидиальное спороношение отсутствует. Такие грибы часто образуют склероции (Sclerotium, Rhizoctonia), а иногда встречаются только в виде стерильных мицелиев. Конидии (споры бесполого размножения) образуются на гаплоидном мицелии, на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах, представляющих ветви мицелия, обычно поднимающиеся над ним. Они могут быть малодифференцированными, не отличающимися от вегетативных гиф мицелия, но чаще хорошо развиты. Увеличение продукции конидий достигается путем ветвления конидиеносцев различным образом (мутовчатое, моноподиальное, симподиальное, дихотомическое, рис. 228), образования их расширений или вздутий, несущих группы спор и расположенных на вершине конидиеносца (Aspergillus, Oedocephalum, рис. 228) или интеркалярно (Arthrobotrys, Gonatobotrys, рис. 228), а также образованием конидий в длинных акропетальных или базипетальных цепочках (рис. 230).

Многие дейтеромицеты образуют конидиеносцы, объединенные в группы на мицелии или внутри пикнид. Простейшая форма такой агрегации конидиеносцев — к о р е м и и. Многочисленные конидиеносцы развиваются тесно сближенным пучком, обычно склеиваясь своими боками, а иногда срастаясь. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии (рис. 228).

Коремии характерны для семейства стильбелловых (Stilbellaceae) порядка гифомицетов, а также для некоторых пенициллов. У многих дейтеромицетов конидиеносцы образуют слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в виде подушечки. Этот тип конидиального спороношения называют с п о р о д о х и я м и (рис. 228). Если конидиальные спороношения такого типа имеют слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют п и о н н о т а м и. Конидии, образующиеся в пионнотах, погружены в слизь.

Л о ж а (ацервулы) по характеру объединения конидиеносцев напоминают спородохии, но конидиеносцы в них образуют тесный слой не на выпуклой строме, а на более или менее плоском сплетении гиф. Ложа часто встречаются у дейтеромицетов — паразитов растений и представляют тесно скученные многочисленные конидиеносцы, сначала развивающиеся в ткани хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывающие их и выступающие наружу (рис. 228).

Наиболее сложные конидиальные структуры — пикниды. Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, одеты плотной светлой или темной оболочкой с узким отверстием (порусом) на вершине. Внутри пикниды образуются плотным слоем короткие конидиеносцы, на которых образуются конидии, выходящие затем из пикниды через порус или трещины в оболочке, часто в массе слизи (рис. 228). Подробно строение пикнид описано в разделе «Порядок сферопсидные».

Конидии дейтеромицетов разнообразны по строению. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иногда муральными (рис. 229). Обычно они шаровидные или эллипсоидные, но у некоторых дейтеромицетов известны нитевидные, звездчатые или спирально закрученные конидии (рис. 229). У водных гифомицетов они обычно три- или тетрарадиальные, реже сигмоидные (рис. 245). Окраска конидий светлая или темная, буровато-коричневая, вследствие присутствия меланинов.

По характеру развития конидии дейтеромицетов относятся к двум группам — талломной и бластической. Талломные конидии (артроспоры и алевриоспоры) развиваются в результате превращения элемента мицелия. Увеличение в размерах и дифференциация таких конидий происходит после их отделения перегородкой (септой) от конидиогенной клетки; таким образом, конидии этого типа происходят из целой клетки. Артроспоры образуются в результате фрагментации конидиеносца или гифы (Geotrichum, Oidiodendron, рис. 230).

Алевриоспоры образуются из отделившейся перегородкой части конидиогенной клетки, после разрастания превращающейся в зрелую конидию. Они образуются одиночно на вершине ветвей конидиеносца или гиф и часто имеют крупные размеры и утолщенную клеточную стенку (рис. 230). Иногда они развиваются в коротких цепочках. К этому же типу конидий относятся и аннелоконидии или аннелоспоры, часто образующие довольно длинные цепочки. Первая конидия такой цепочки образуется как концевая алевриоспора, затем конидиеносец прорастает через рубец от споры и конец его превращается в следующую алевриоспору. При многократном прорастании конидиеносца через рубцы спор образуется цепочка алевриоспор. Конидиогенная клетка конидиеносца в результате этого процесса удлиняется, и рубцы, остающиеся после отделения алевриоспор, за-

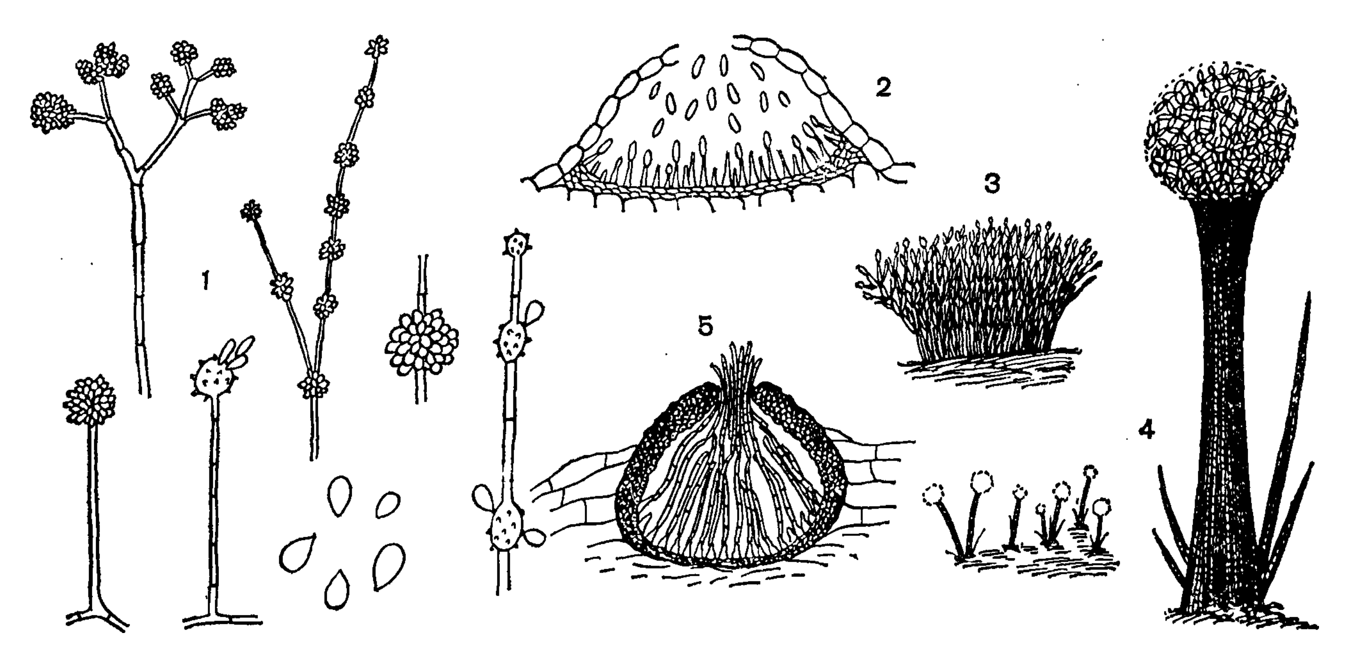


Рис. 228. Типы аггрегации конидиеносцев дейтеромицетов:
1 — одиночные конидиеносцы; 2 — ложе; 3 — спородохий; 4 — коремии; 5 — пикнида.

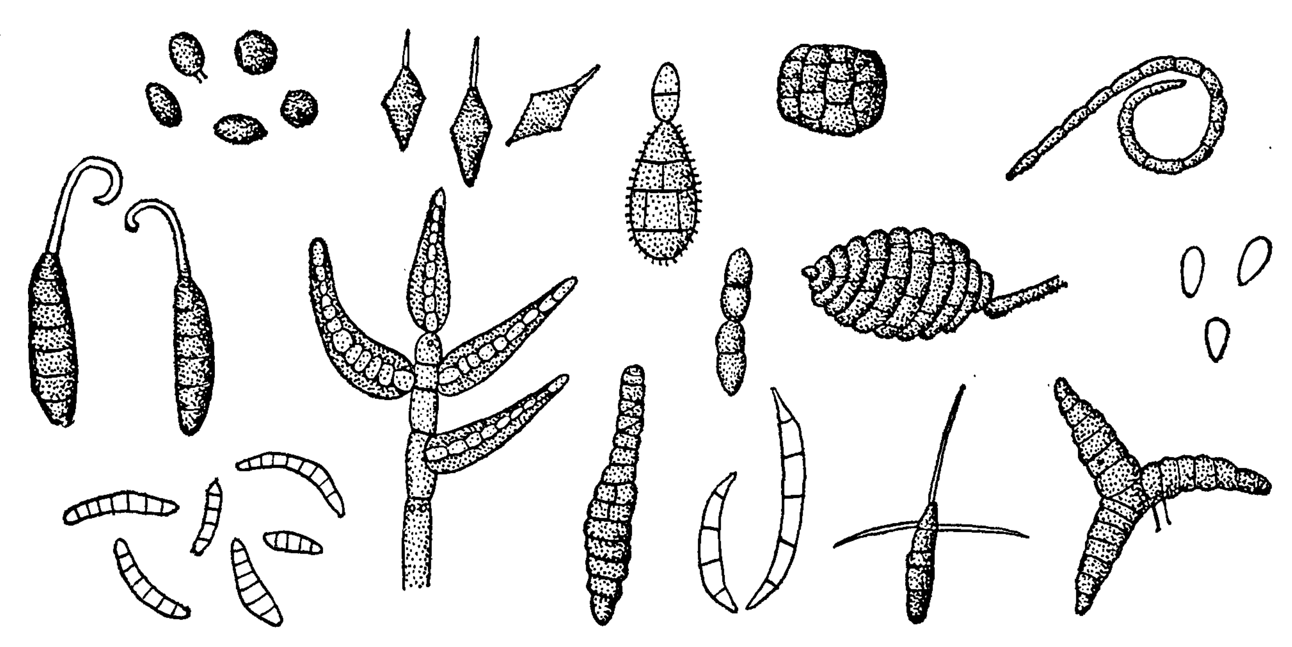


Рис. 229. Разнообразие конидий дейтеромицетов.

метны на ней в виде колец. Конидиогенные клетки такого типа названы аннелофорами, а сами конидии — аннелоконидиями. Они известны у многих грибов, например у *аннелофоры африканской* (Annelophora africana, или *скопуляриопсиса короткостеблевого* (Scopulariopsis brevicaulis, рис. 230).

Бластический способ образования конидий характеризуется заметным увеличением в размерах зачатка конидии до его отделения перегородкой от конидиогенной клетки. Конидии здесь развиваются таким образом из части клетки, в отличие от конидий первого типа. На основе участия стенки конидиогенной клет-

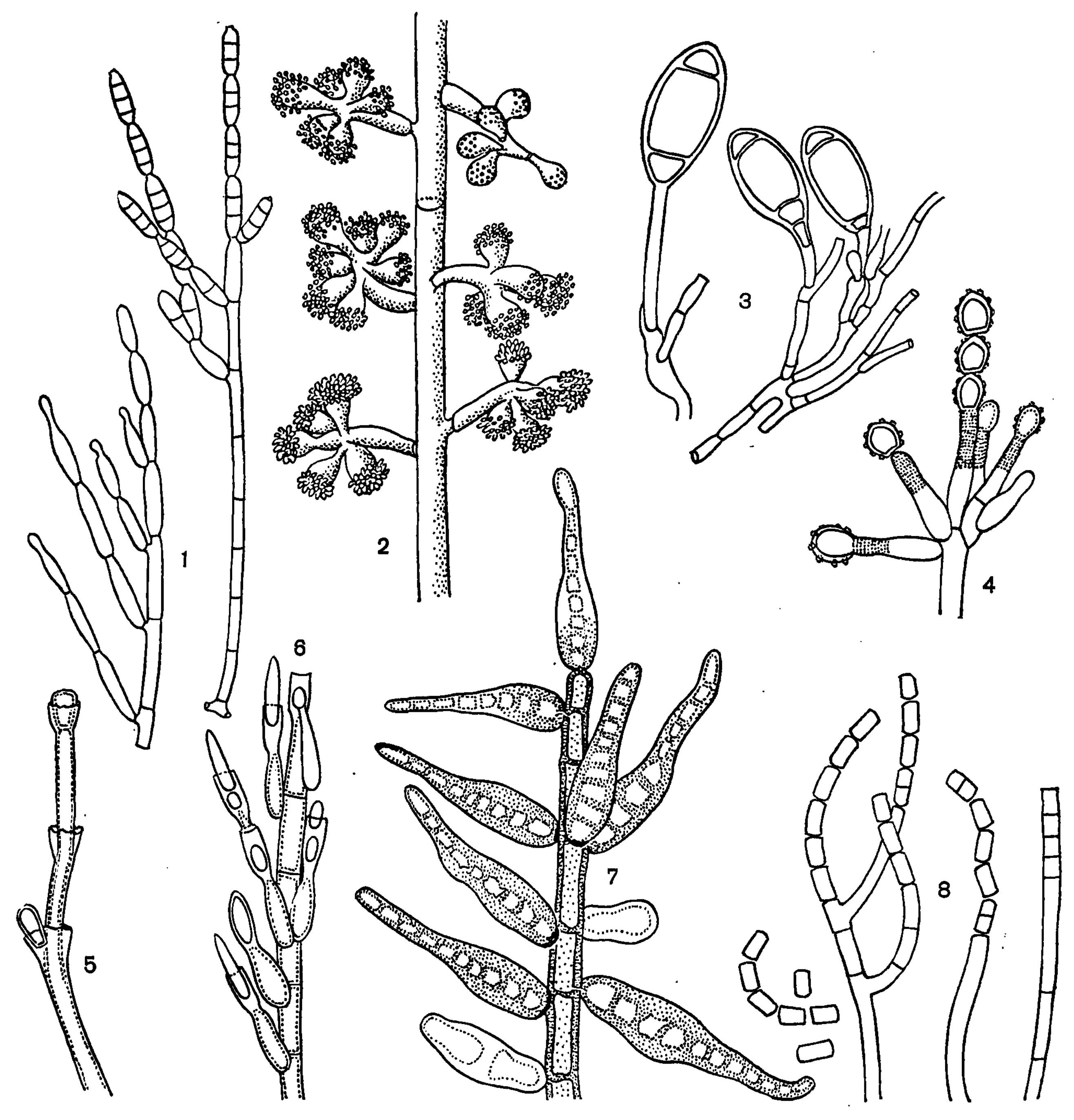


Рис. 230. Способы образования спор дейтеромицетов:
1, 2 — бластоспоры; 3 — алевриоспоры; 4 — аннелоспоры; 5, 6 — фиалоспоры; 7 — пороспоры; 8 — артроспоры.

ки в формировании стенки конидии разграничивают три типа бластогенных конидий.

У бластоспор, или бластоконидий, все слои стенки конидиогенной клетки участвуют в образовании стенки конидии. Бластоспора развивается как вздутие конца конидиогенной клетки, затем отшнуровывающееся от нее и отделяющееся перегородкой. Этот процесс напоминает почкование у дрожжей. Бластоспоры образуются в акропетальных цепочках (например, у родов Cladosporium, Septonema, рис. 230) или одиночно, часто на небольших зубчиках (например, у рода Arthrobotrys, рис. 246, стр. 417).

В формировании клеточной стенки пороспор, или пороконидий, принимают участие только внутренние слои клеточной стенки конидиогенной клетки. Они образуются путем почкования через поры в стенках конидиеносцев. Пороспоры обычно толстостенные, развиваются по одной на вершине и по бокам конидиеносца. Конидии этого типа образуются у представителей рода гельминтоспорий (Helminthosporium), а также у некоторых других гифомицетов (рис. 230).

При образовании третьего типа бластогенных конидий — фиалоспор, или фиалоконидий, — клеточная стенка конидии формируется заново, стенка конидиогенной клетки не участвует в ее образовании. Фиалоспоры образуются на фиалидах — конидиогенных клетках, обычно утолщенных у основания и слегка оттянутых в верхней части, у многих грибов с ясно заметным воротничком (например, у родов Phialophora, Catenularia, рис. 230). У других грибов воротничок фиалиды заметен мало или вообще отсутствует, как у пенициллов и аспергиллов (рис. 231, стр. 383).

У несовершенных грибов с разными типами конидий хорошо прослеживается параллелизм в усложнении структуры конидиеносцев и их аггрегации, ведущих к увеличению количества спор. Например, среди грибов с фиалоспорами можно обнаружить виды с простыми конидиеносцами (Acremonium), обильно ветвящимися конидиеносцами (пенициллы), коремиями (Stilbella), спородохиями (Tubercularia), ложами (Colletotrichum, Myrothecium), пикнидами (Cytospora).

Параллельный ряд усложняющихся форм конидиального аппарата представляют грибы с алевриоспорами. У грибов с пороспорами и артроспорами известны формы только с одиночными конидиеносцами.

Конидии несовершенных грибов, имеющие сухую поверхность, распространяются обычно воздушными течениями. В воздухе можно обнаружить в больших количествах споры грибов из родов *альтернария* (Alternaria), *кладоспорий* (Cladosporium), пенициллов и многих других. Если чашку Петри с питательной средой хотя бы ненадолго оставить открытой, в ней уже через 3—4 дня появляются многочисленные колонии этих грибов. Их можно обнаружить даже на высоте более 7000 *м* над землей. У представителей несовершенных грибов, споры которых погружены в слизь (Acremonium, Verticillium, Graphium), в распространении их участвует вода (часто капли дождя) или мелкие животные (например, жуки-короеды, переносящие конидии графиума — конидиальной стадии возбудителя голландской болезни вязов). При низкой влажности воздуха и высыхании слизи такие споры переносятся также токами воздуха.

Освобождение конидий у несовершенных грибов обычно происходит пассивно. Активное их освобождение наблюдают очень редко. У грибов из родов *дейгтониелла* (Deightoniella) и *курвулярия* (Curvularia) конидиогенная клетка теряет воду в результате испарения, в ней развивается отрицательное давление и стенки клетки искривляются. Если процесс потери воды продолжается, оставшиеся ее молекулы сцепляются между собой и со стенками клетки. Вода в клетке находится поэтому в состоянии повышенного поверхностного натяжения, пока не достигается точка, в которой оно снимается путем перехода воды в газообразную фазу. При этом втянутая клеточная стенка конидиогенной клетки внезапно расправляется и сообщает толчок соседней с ней клетке — конидии, которая отбрасывается в воздух (Д. С. Мередит).

Размножение несовершенных грибов происходит только бесполым путем, поэтому можно было бы предположить, что все особи, происшедшие из конидий, образовавшихся из одной колонии, и последующие их поколения будут развиваться практически в виде чистых линий и изменяться очень мало, только за счет немногочисленных спонтанных мутаций. Но в природе у несовершенных грибов этого никогда не наблюдается. Они представляют, напротив, одну из наиболее вариабильных и подвижных в экологическом отношении групп грибов, именно поэтому весьма широко распространенную в природе и заселяющую самые разнообразные субстраты. Это объясняется тем, что у несовершенных грибов очень часто мицелий гетерокариотичен, т. е. содержит генетически различные ядра.

Гетерокариоз известен в различных таксономических группах грибов — у оомицетов, аскомицетов, зигомицетов, но у несовершенных грибов он представляет собой основной механизм изменчивости. В процессе развития гетерокариотического мицелия число ядер того или иного типа может варьировать в зависимости от изменения условий среды, обеспечивая таким образом адаптацию гриба к этим изменениям. Так, *пеницилл распростертый* (Penicillium expansum) в природе всегда встречается в гетерокариотическом состоянии. Его гомокариотические изоляты (с генетически однородными ядрами) обычно растут хуже, чем исходный гетерокарионт. Содержание ядер разных генетических типов у этого гриба регулируется условиями среды, например составом питательных сред: при изменении содержания в среде яблочной пульпы число ядер одного из генетических типов (А) колеблется от 13

до 58%. Такие же колебания числа ядер разных типов в зависимости от условий обитания обнаружены и у некоторых фузариумов.

Образование гетерокариотического мицелия у несовершенных грибов может происходить несколькими путями. У одних из них на гетерокариотическом мицелии образуются конидии, содержащие генетически различные ядра. Из таких конидий снова развивается гетерокариотический мицелий. У *аспергилла угольного* (Aspergillus carbonarius), например, конидии содержат по 2—5 ядер. Гетерокарионты между диким типом с черными конидиями и мутантом со светло-коричневыми конидиями образуют споры промежуточной окраски, которые, в свою очередь, дают колонии также смешанного типа. Если конидии на гетерокариотическом мицелии образуются из одноядерных конидиогенных клеток, они гомокариотичны, т. е. содержат ядра только одного генетического типа. У другого вида аспергиллов — A. versicolor — гетерокарионты между диким штаммом с зелеными конидиями и мутантом с белыми конидиями образуют головки с цепочками белых и зеленых конидий. Из таких конидий вырастает гомокариотический мицелий. Гетерокариотичность у него может восстанавливаться в результате образования анастомозов между гифами с генетически различными ядрами, а также в результате мутаций в отдельных ядрах мицелия.

В некоторых случаях гетерокариоз может быть основой не только изменчивости и адаптации гриба в результате изменения в его мицелии числа генетически различных ядер, но и рекомбинации признаков. Однако рекомбинация у несовершенных грибов происходит не при мейозе, а при митозе в изредка образующихся в гетерокариотическом мицелии диплоидных ядрах. Такие ядра могут гаплоидизироваться в результате утраты ими хромосом.

Процесс рекомбинации такого типа был назван парасексуальным процессом (Дж. Понтекорво). Он слагается из нескольких этапов: слияния ядер гетерокариона и образования диплоидного гетерозиготного ядра; размножения таких гетерозиготных ядер в гетерокариотическом мицелии вместе с гаплоидными; митотической рекомбинации (при митозе) во время размножения диплоидных ядер; вегетативной гаплоидизации диплоидных ядер в результате утраты ими хромосом. Парасексуальный процесс известен сейчас у многих несовершенных грибов, однако его наблюдают у них только в условиях лаборатории; какова же его роль в естественных условиях обитания, пока не установлено.

Несовершенные грибы широко распространены в природе во всех районах земного шара. Многие представители этой группы обитают как сапрофиты в почве, составляя бо́льшую часть почвенных грибов. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах, реже на субстратах животного происхождения. Эти группы несовершенных грибов принимают активное участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Некоторые сапрофитные несовершенные грибы вызывают плесневение пищевых продуктов и различных промышленных изделий.

Многочисленна группа несовершенных грибов, паразитирующих на высших растениях. Они вызывают многочисленные серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие большой экономический ущерб. Некоторые представители этого класса вызывают заболевания у животных и человека. Развиваясь на зерне и других продуктах питания, отдельные несовершенные грибы выделяют в них токсины, которые могут вызвать тяжелые отравления при использовании таких продуктов в пищу человеком или кормлении ими животных.

Среди несовершенных грибов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемые при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина), различных ферментов и органических кислот. Несовершенные грибы, паразитирующие на насекомых-вредителях и грибах, патогенных для растений, а также хищные грибы, уничтожающие фитонематод, используют для разработки биологических методов защиты растений от вредителей и болезней.

Широко используемая сейчас всеми микологами система несовершенных грибов, разработанная П. А. Саккардо в 1880 г., заведомо искусственна и служит только более или менее удобной схемой для их упорядочения и определения. Несовершенные грибы подразделяются в ней на три порядка на основе строения конидиального аппарата. Порядок *гифомицеты* (Hyphomycetales) объединяет несовершенные грибы, образующие одиночные конидиеносцы или конидиеносцы, соединенные в коремии и спородохии. К порядку *меланкониевых* (Melanconiales) относятся несовершенные грибы, образующие ложа, а к порядку *сферопсидных* (Sphaeropsidales) — образующие пикниды.

Некоторые микологи (С. Дж. Хьюз, К. В. Субраманиан, К. Тубаки, С. Нильссон, Дж. Л. Баррон и другие) делят несовершенные грибы на разное число групп по типу спорогенеза, основными из которых являются: бластоспоровые (Blastosporae), алевриоспоровые (Aleuriosporae), фиалоспоровые (Phialosporae), пороспоровые (Porosporae) и артроспоровые (Arthrosporae).

Однако новая система несовершенных грибов находится пока в процессе разработки, она охватывает далеко не все известные сейчас несовершенные грибы. Морфогенез конидий хорошо изучен только у гифомицетов, но он известен лишь у отдельных представителей двух других порядков.

В настоящей книге мы пользуемся системой П. А. Саккардо, охватывающей все многообразие несовершенных грибов.

ПОРЯДОК ГИФОМИЦЕТЫ (HYPHOMYCETALES)

Гифомицеты — наиболее обширный и разнообразный в морфологическом и экологическом отношении порядок несовершенных грибов. Он объединяет грибы с одиночными конидиеносцами, а также с конидиеносцами, собранными в коремии и спородохии. Деление его на семейства основано на характере аггрегации конидиеносцев, а также на окраске конидиеносцев и конидий. Он подразделяется на 4 семейства: семейство *монилиевых* (Moniliaceae) с одиночными светлыми конидиеносцами и светлыми конидиями; семейство *демациевых* (Dematiaceae) с одиночными, но темными конидиеносцами и конидиями; семейство *стильбелловых*, или *коремиальных* (Stilbellaceae), с конидиеносцами, соединенными в коремии; семейство *туберкуляриевых* (Tuberculariaceae) с конидиеносцами, собранными в спородохии.

Гифомицеты входят в многочисленные экологические группы грибов: почвенные, ксилофильные (обитающие на древесине), паразиты растений, хищные (улавливающие микроскопических животных и питающиеся ими), водные, микофильные (обитающие как паразиты на других грибах), энтомофильные (паразитирующие на насекомых) и др.

ПОЧВЕННЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ

Важнейшие компоненты почвы — микроскопические растения и животные, обитающие в ней в огромном количестве и принимающие участие в ряде основных превращений веществ, которые совершаются в почве. Можно без преувеличения отметить, что большая часть почвообразовательных процессов, протекающих в природе, в значительной степени обусловлена жизнедеятельностью микроорганизмов из мира растений (бактерий, актиномицетов и микроскопических грибов). В любой почве земного шара обитает масса этих микроорганизмов, в том числе и почвенные микроскопические грибы. В 1 *г* почвы насчитывают от нескольких тысяч до сотен тысяч зародышей грибов. Однако существующие в настоящее время методы выявления микроорганизмов в почве еще недостаточно совершенны, и поэтому нет точного представления как в отношении абсолютного их числа, так и качественного разнообразия видового состава всех микроскопических грибов, заселяющих различные почвы мира. Многочисленные микологические анализы разных типов почв показали, что сообщества микроскопических грибов в них весьма различны (например, почвы, насыщенные перегноем и более окультуренные, как правило, содержат весьма большое количество грибов, а почвы неудобренные или целинные менее богаты ими). Даже в одном и том же типе почвы появляются различные количества, а также и разные виды микроскопических грибов, обусловленные тем, что пробы почв из разных географических зон отличались различной степенью окультуренности и содержания в них гумуса.

Не все микроскопические грибы, обнаруженные в почве, являются типичными, подлинно почвенными грибами. Типичные почвенные грибы приурочены к постоянному обитанию в почве. В процессе эволюции эти грибы адаптировались к условиям существования в почве за счет использования в ней сравнительно ограниченных источников энергии, в частности углеродных соединений.

В почве также встречаются многочисленные микроскопические фитопатогенные грибы, попавшие в нее вместе с остатками погибших растений.

Микроскопические грибы выполняют в почве весьма разнообразные функции. Гетеротрофное питание грибов обусловливает их непосредственное участие в разложении растительных и животных остатков в почве, т. е. минерализацию разнообразных органических веществ. Грибы разрушают не только простые органические соединения, но и весьма сложные по химическому строению вещества, которые с трудом подвергаются распаду под воздействием других почвенных микроорганизмов (например, бактерий и актиномицетов).

Среди органических веществ, которые составляют основные ингредиенты растительных остатков, попавших в почву и могущих служить источниками энергии для микроскопических грибов, известны крахмал, пектин, клетчатка и лигнин. Почвенные грибы вызывают трансформацию этих сложных органических соединений, в том числе еще ряд других подобных веществ (например, танин, кератин). Расщепление этих продуктов растительного происхождения грибами в почве, безусловно, имеет исключительное значение в общем круговороте веществ в природе. Почвенные грибы также активно участвуют в ферментативном гидролизе

белков. У них очень широко распространена протеолитическая способность, обусловливающая интенсивное расщепление белков в почве с выделением аммиака в результате дезаминирования аминокислот. Многие почвенные микроскопические грибы разрушают мочевину благодаря наличию у них фермента уреазы, а также аспарагин под воздействием фермента аспарагиназы. Органические соединения азота для большинства почвенных грибов оказываются прекрасными источниками азота. Наличие в среде аминокислот, пептонов и белков стимулирует развитие многих почвенных микроскопических грибов. Они также хорошо усваивают в почве нитратный и аммиачный азот.

Не менее велика роль микроскопических грибов в разрушении почвенного перегноя. Однако некоторые группы почвенных грибов принимают участие в образовании таких веществ, из которых синтезируется гумус.

Среди почвенных микроскопических грибов имеется большое число и таких, которые способны в процессе жизнедеятельности синтезировать весьма сложные органические соединения — антибиотики, оказывающие губительные воздействия на бактерии и другие микроорганизмы. Антибиотическая активность почвенных микроскопических грибов представляет собой приспособление к условиям среды, обильно заселенной различными микроорганизмами, ведущими между собой и с другими грибами активную борьбу за существование. Например, двенадцать видов пенициллов образуют антибиотик пенициллин. Много продуцентов различных антибиотиков обнаружено среди аспергиллов, триходермы и глиокладиума. Известны грибы, продуцирующие токсигенные вещества и подавляющие рост высших растений.

Касаясь вопроса о роли микроскопических грибов в почвообразовательных процессах, следует заметить, что почвенные грибы, продуцирующие антибиотики, непосредственно принимают участие в синтезе гумуса и гумусоподобных веществ в почве. Химическими исследованиями раскрыта связь между структурой гумуса со строением ряда антибиотических веществ, образованных почвенными микроскопическими грибами. Антибиотические вещества грибного происхождения в большинстве случаев имеют циклическую структуру. В основу химической структуры гумуса входят циклические соединения типа хинонов. В более гумусных почвах преобладают грибы — продуценты антибиотиков с более сложной полициклической структурой. Почвы, в которых обнаружено большое количество микроскопических грибов, продуцирующих антибиотики менее сложной структуры, содержат в гумусе повышенную концентрацию фульвокислот, и, наоборот, в почве, в которой обитает большое число грибов, синтезирующих антибиотики более сложного строения, наблюдают повышенное содержание в гумусе гуминовых кислот. Микроскопические грибы, образуя перегнойные соединения и обволакивая почвенные частицы мицелием, также принимают участие в оструктуривании почвы, что имеет исключительно большое значение в повышении плодородия почвы.

Почвенные микроорганизмы, разрушая и перерабатывая сложные органические вещества, в том числе и перегнойные, переводят их в формы, доступные для питания высших растений. Некоторые продукты обмена веществ грибов также хорошо усваиваются растениями. Особо следует заметить, что в процессе жизнедеятельности почвенные микроскопические грибы синтезируют различные витамины, ферменты и другие физиологически активные вещества, стимулирующие физиологические процессы растений.

Помимо всего перечисленного, процесс разложения отмерших грибов также создает в почве большой запас усвояемой формы пищи для высших растений. Надо иметь в виду, что число поколений микроскопических грибов в почве в зоне корней растений за вегетационный период сменяется от семи до десяти и иногда более раз.

Почвенные грибы и высшие растения находятся в тесной взаимосвязи. Своеобразным и достаточно благоприятным местообитанием для многих почвенных микроскопических грибов является р и з о с ф е р а, т. е. слой почвы в 2—3 *мм*, непосредственно примыкающий к корням. Растение пропитывает ризосферный слой почвы своими корневыми выделениями, содержащими различные энергетические вещества, представляющие прекрасный питательный субстрат для развития грибов. Помимо этого, ризосферный слой почвы насыщается корневым опадом, который также хорошо ассимилируется микроскопическими почвенными грибами. Кроме этого, корни растений механическим путем изменяют и разрыхляют структуру почвы, улучшая ее аэрацию. Поэтому в ризосфере обильно развиваются все почвенные микроорганизмы, в том числе и микроскопические грибы.

Количество грибов в ризосфере подчас во много раз превышает число грибов, обитающих в почве вне зоны корней.

В ризосфере растений развиваются сообщества почвенных грибов, которые в той или иной степени по своей структуре видового состава специфичны. Видовой состав сообщества грибов, заселяющих ризосферу, отражает видовой состав микофлоры почвы, так как в ризосфере растений отбирается и формируется группировка микроскопических грибов главным обра-

зом из сообщества грибов почвы данной территории. Однако количественные соотношения между отдельными систематическими группами и видами грибов в ризосфере и во флоре грибов, заселяющих почву вне корней, совершенно различны. Например, у большинства травянистых растений в ризосфере бывает усиленное размножение видов родов *альтернария* (Alternaria) и *фузариум* (Fusarium), а в почве, расположенной вне корневой зоны растения, их заметно меньше. Исследования ризосферы хлопчатника на юге Украины выявили значительное развитие гриба *фузариум оксиспорум* (Fusarium oxysporum) и *пенициллов* (Penicillium) из секции Lanata. Эти грибы вне ризосферной почвы обнаруживают редко. В почвах Каменной степи в ризосфере травянистых растений из целлюлозоразрушающих грибов преимущественно развивается несовершенный гриб *фома Маршала* (Phoma marchalii), а в почве вне корней его не обнаруживают совсем или встречают редко.

В ризосфере отдельных растений выявляется приуроченность к ним некоторых видов грибов, например у подсолнечника в большом количестве выявлен гриб *пеницилл нигриканс* (Penicillium nigricans), а в ризосфере озимой пшеницы на этой же почве значительное развитие имел другой гриб — *пеницилл коримбиферум* (Penicillium corymbiferum). Подобные наблюдения свидетельствуют о специфичности видового состава грибов в ризосфере растений.

Почвенные гифомицеты находятся в сложных взаимоотношениях не только с высшими растениями, но и с почвенными бактериями и актиномицетами. Большая группа почвенных сапрофитных грибов в ризосфере растений способна ограничить развитие различных фитопатогенных микроорганизмов, в том числе паразитных грибов. Эти почвенные грибы используются в качестве биологических мер борьбы с возбудителями болезней сельскохозяйственных растений. Например, почвенный гриб *триходерма древесная* (Trichoderma lignorum) успешно используется против фитопатогенного гриба *вертицилл далие* (Verticillium dahliae) — возбудителя увядания (вилта) хлопчатника и других растений.

Многие грибы бывают симбионтами высших растений и образуют с их корнями микоризу.

Несомненно, распространение различных групп почвенных микроскопических грибов в значительной степени обусловлено их физиолого-биохимическими особенностями. Так, мукоровые грибы в качестве азотного питания используют органический, а не минеральный азот. Поэтому эти грибы обильно размножаются на свежих растительных и других остатках, богатых органическим азотом и простыми углеводами. Что касается крахмала и клетчатки, то они как источники углеродного питания очень плохо усваиваются мукоровыми грибами. Сумчатые грибы из рода *хетомиум* (Chaetomium), наоборот, способны хорошо и энергично усваивать клетчатку. Пенициллы усваивают не только моно- и дисахариды, но и крахмал, а некоторые из них и клетчатку. Аспергиллы, помимо простых источников углерода, ассимилируют и сложные ароматические, в частности непищевые, углеводородные соединения, как, например, некоторые продукты нефти.

На расселение грибов в почве оказывают большое влияние такие факторы, как физические свойства и химический состав почвы, в особенности степень насыщенности почвы органическими веществами, активная кислотность почвы (pH), температура, влажность, обеспеченность кислородом воздуха и, наконец, произрастающие высшие растения в виде целостного фитоценоза, т. е. растительного покрова почвы.

В кислых почвах обычно численность грибов больше, чем в нейтральных, но при этом их видовое разнообразие обычно меньше. По мнению некоторых исследователей, в кислых, а также в щелочных почвах микофлора беднее по видовому составу не из-за угнетающего действия на нее реакции среды, а потому, что в этих условиях многие грибы не выдерживают борьбы за существование с другими микроорганизмами почвы. Часть грибов в этих почвах гибнет под воздействием антагонистов из мира бактерий и актиномицетов. В различных почвенно-климатических зонах при одном и том же значении кислотности (pH) почвы видовой состав грибных сообществ различен. Кроме того, виды грибов, принадлежащие к одному роду, подчас выявляют различное отношение к реакции среды. Например, *пеницилл ругулозум* (Penicillium rugulosum) и *пеницилл лютеум* (P. luteum) более часто встречаются в щелочных почвах, а *пеницилл фреквентанс* (P. frequentans) и *пеницилл пульвиллорум* (P. pulvillorum) — в кислых почвах.

Почвенные микроскопические грибы в большинстве являются строгими аэробами, т. е. для своего нормального развития нуждаются в свободном доступе воздуха. По этой причине грибы заселяют главным образом поверхностные слои почвы. В нижерасположенных слоях почвы число грибов обычно невелико. Однако снижение количества грибов в более глубоких слоях почвы обусловлено не только недостаточностью аэрации, но и низким содержанием в них органических веществ. Окультуривание почв приводит к увеличению численности грибов и более глубокому их проникновению в почву. Наибольшее количество почвенных грибов наблюдается в лесной подстилке.

Что касается отношения почвенных грибов к температуре, то большинство из них нормально развивается при 20—25° С, но способны в той или иной степени развиваться при более низкой температуре, примерно до 5° С, и более высокой температуре, доходящей до 30° С. Среди почвенных грибов имеются виды, способные развиваться даже при отрицательной температуре или, наоборот, при весьма повышенной температуре, до 40° С и несколько выше.

Почвенные гифомицеты различают и по отношению их к влажности почвы. Среди них встречаются гигрофилы, развивающиеся при высокой влажности почвы, и есть мезофилы, развивающиеся при средней, т. е. обычной, влажности почвы без капельножидкой влаги, как, например, большинство пенициллов и многие другие. Наконец, известны и ксерофиты, к которым могут быть отнесены многие виды аспергиллов, а также *стемфилий* (Stemphylium) и другие темноокрашенные гифомицеты.

Проведенные наблюдения в разные годы и в разных районах страны показали, что численный состав грибов в одной и той же почве существенно меняется в течение года и в значительной мере зависит от степени увлажненности и температуры почвы. Например, в дерново-подзолистых почвах Кировской области при теплой и влажной погоде летом наибольшее количество грибов наблюдается в августе; в черноземной почве Каменной степи максимальное количество их наблюдается весной, когда почва хорошо увлажнена и стоит теплая погода.

Повышенное количество микроскопических грибов в почве также обусловлено и другими факторами, например поступлением в почву органического вещества и характером растительного покрова почвы. Наконец, на увеличение численности грибов в почве оказывают влияние различные удобрения и другие сельскохозяйственные мероприятия по окультуриванию почвы.

Богатство почвы гифомицетами во многом зависит от биотических факторов среды. Значительное размножение в почве актиномицетов, бактерий и водорослей подчас подавляет размножение почвенных микроскопических грибов. Однако депрессия у грибов, возникающая под влиянием антагонизма со стороны различных микроорганизмов, заселяющих почву, не у всех видов развивается в одинаковой степени. Некоторые виды грибов успешно противостоят этому губительному воздействию и даже сами способны оказывать отрицательное влияние на развитие бактерий, актиномицетов и других почвенных микроорганизмов. Таким образом, слагающиеся сложные взаимоотношения между почвенными гифомицетами, с одной стороны, и почвенными бактериями, актиномицетами, водорослями и другими микроорганизмами, с другой стороны, предопределяют формирование и развитие в почве на той или иной территории флоры грибов, имеющей определенный и подчас весьма характерный видовой состав.

В северной зоне, в частности в почвах тундры, наиболее крупная группировка микроскопических грибов принадлежит пенициллам. Эти почвы также обильно заселены дрожжевыми и дрожжеподобными организмами. В северных почвах, в том числе почвах тундры, медленно протекают минерализационные процессы, и поэтому почвы насыщаются слаборазложившимися растительными остатками. Именно в таких почвах и развиваются дрожжевые организмы. В почвах тундры почти отсутствуют аспергиллы, редко встречаются грибы родов *фузариум* (Fusarium) и *триходерма* (Trichoderma).

Исключительно высокая численность микроскопических грибов обнаружена в почвах тайги. Условия для размножения грибов здесь намного лучше, чем в почвах тундры. Органических веществ, поступающих в почву тайги, значительно больше, чем в почвах тундры; температурные условия также более благоприятны для развития грибов. В этих почвах количество пенициллов в процентном отношении примерно такое же, как и в почвах тундры. Из грибов других родов там много видов триходермы, которые обильно размножаются в почвах с высоким содержанием органических веществ.

Почвы лесолуговой зоны (подзолы и дерново-подзолистые) так же, как и все почвы Севера, содержат большое количество гифомицетов.

В степной зоне и в черноземных целинных почвах число грибов примерно такое же, как и в серых лесных почвах. Количество пенициллов несколько более 50%, но заметно увеличивается число аспергиллов и фузариумов. Дрожжевые организмы встречаются в этих почвах в незначительном количестве. Далее к югу в каштановых почвах число аспергиллов и фузариумов все более и более увеличивается. Что касается общего количества грибов в этих почвах, оно гораздо меньше, чем в почвах Севера.

В зоне пустынных степей в сероземных почвах количество аспергиллов все более возрастает. Эти почвы также обильно заселены фузариумами.

Желтоземы, расположенные в субтропической зоне, особенно богаты грибами, в них так же, как и в других почвах южной зоны, обильно представлены аспергиллы и фузариумы.

В почвах субтропиков обнаружено значительное расселение грибов триходермы. В южной зоне на солонцах, солончаках и такырах растительность скудная, так как условия для жизни растений там исключительно суровые. В этих

почвах, как и в других почвах зоны, также обнаружены главным образом аспергиллы. Из пенициллов выявлены виды, принадлежащие главным образом к одной секции *моновертициллята* (Monoverticillata). В солонцах и такырах до 80—90% видов пенициллов относятся к этой секции. Флора почвенных грибов такыров и такыровидных почв представлена главным образом темнопигментированными гифенными грибами. На такырах, расположенных вблизи Копетдага (Туркмения), из темнопигментированных грибов представители родов *стемфилий* (Stemphylium) и *макроспориум* (Macrosporium) составляют 70—75% всех грибов, обнаруженных в этих почвах. В них обильно размножаются пенициллы и слабо развиваются аспергиллы и фузариумы. Однако окультуривание подзолов и дерново-подзолистых почв приводит к некоторому обогащению их грибами рода фузариум. В этих почвах обычно встречаются грибы родов триходерма и мукор.

В лесостепной зоне в серых лесных почвах также преобладают пенициллы, а аспергиллы, как и дрожжи, встречаются редко. Мукоровые грибы и триходермы присутствуют примерно в таких же количествах, что и в почвах лесолуговой зоны. Фузариума обычно мало в серых лесных почвах, но в почве, занятой травянистыми растениями, грибы этого рода встречаются обильно.

Все приведенные примеры достаточно подробно иллюстрируют общие закономерности распределения различных групп почвенных гифомицетов, которые в основном определяются экологическими и географическими факторами окружающей среды и физиологическими особенностями самих грибов. Влияние эколого-географических факторов наглядно выявляется при сравнительном анализе структуры видового состава грибной флоры различных типов почв из разных географических зон. В каждой почвенной климатической зоне существующие сообщества почвенных микромицетов характеризуются довольно специфическим видовым составом и количественными соотношениями между различными систематическими группировками грибов. Влияние растительного покрова также сказывается на флоре почвенных гифомицетов, в особенности на формировании сообществ грибов ризосферы высших растений, но их видовой состав в основном отражает состав гифомицетов, заселяющих почвы данной географической зоны. Наконец, выявилась замена одних видов грибов другими в почвах, находящихся на разных стадиях почвообразовательного процесса, и наличие определенных доминирующих видов грибов в каждом типе почв.

В настоящем обзоре мы не касаемся ряда специализированных группировок гифомицетов, обнаруживаемых в почве, как фитопатогенных паразитных грибов, грибов-микоризообразователей и хищных грибов, приспособившихся к питанию мелкими беспозвоночными животными (амебами, личинками насекомых, почвенными нематодами). Все эти группы грибов должны быть освещены независимо от описания сообщества типичных (истинных) сапрофитных почвенных гифомицетов, имеющих свое место и играющих определенную специфическую роль в почвообразовательных процессах, в общем круговороте веществ в природе и в жизни растений.

Наибольшее количество видов, обитающих в различных почвах, относится к классу несовершенных грибов. Эти грибы наиболее легко выделяются из почвы в культуры, выращиваемые на искусственных питательных средах в лабораторных условиях.

Несовершенные грибы, особенно гифомицеты, наиболее широко распространены в различных почвах мира. Их там обнаруживают не только в виде спор, но и в стадии мицелия. Гифомицеты существуют в почве как за счет использования самих ингредиентов почвы, так и опавших в почву неразложившихся растительных и животных остатков. Многие из этих грибов могут развиваться на живых растениях как патогенные паразиты, вызывая серьезные болезни растений.

Грибы порядка сферопсидных (Sphaeropsidales) представлены в почве единичными видами родов *фома* (Phoma), *кониотирий* (Coniothyrium) и *хетомелла* (Chaetomella). Грибы этих родов на обычные питательные среды из почвы выделяются редко. Грибы рода хетомелла изолируются из почв при посеве почвенных комочков на стерильную фильтровальную бумагу, положенную поверх агаровых пластинок с питательной минерально-азотной средой или на фильтровальную бумагу, увлажненную питательным раствором, состоящим из комплекса минеральных солей, пептона и сахаров.

Грибы порядка меланкониевых (Melanconiales) в почве представлены одним видом из рода *криптомела* (Cryptomela) — C. acutispora, обнаруженным в почвах Арабской Республики Египет.

Среди гифомицетов особенно часто в почве встречаются грибы многих родов, в частности *ооспора* (Oospora), *геотрихум* (Geotrichum), *акремониум* (Acremonium), *триходерма* (Trichoderma), *аспергилл* (Aspergillus), *пеницилл* (Penicillium), *скопулариопсис* (Scopulariopsis), *вертицилл* (Verticillium), *трихотециум* (Trichothecium), *стемфилий* (Stemphylium), *фузариум* (Fusarium).

Важнейшие почвенные грибы относятся к родам пеницилл, аспергилл и фузариум (стр.

383, 387 и 409). Также широко распространены в почвах разных типов следующие гифальные грибы.

У грибов рода *триходерма* (Trichoderma) мицелий бесцветный или светлый, образующий белые, желтые, чаще зеленые или темно-зеленые колонии. Конидии одноклеточные, шаровидные или эллипсоидные, светлые или бесцветные, часто скученные в небольшие головки.

Эти грибы в большом количестве встречаются в почвах тайги, целинных, лесных и лесолуговой зоны, т. е. в почвах, богатых органическими остатками. Также достаточно обильно они заселяют культурные почвы. В зоне подзолистых почв этих грибов больше, чем в других почвах. Особенно часто их обнаруживают в кислых почвах с низким значением pH (обычно 3,7—5,2).

Триходерма зеленая (Trichoderma viride) и *триходерма древесная* (T. lignorum) появляются на чапек-агаре и на сусловом агаре вначале в виде бесцветного мицелия, который быстро разрастается и с возрастом приобретает зеленый цвет. Колонии этих грибов бывают различных оттенков, от лимонно-желто-зеленого цвета до темно-зеленого.

Триходерму зеленую используют для приготовления препаратов: триходермин 1, 2 и 3. Эти препараты изготовляют на основе массового (производственного) размножения этого гриба, с использованием разных растительных отходов и других субстратов (хлебного мякиша, соломенной резки, отходов зерна и хлебных злаков, перегретого торфа). Триходермины применяют для подавления в почве возбудителей болезни

СОДЕРЖАНИЕ ГИФОМИЦЕТОВ И ДРОЖЖЕВЫХ ОРГАНИЗМОВ В ПОЧВАХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

(по Е. Н. Мишустину, О. Н. Пушкиной и З. Ф. Тепляковой, 1961)

Зоны и почвы	Общее число грибов (в тыс. на 1 г почвы)	В % к общему числу грибов						
		Penicillium	Aspergillus	Trichoderma	Fusarium	Темноцветные гифомицеты	Дрожжи и дрожжеподобные организмы	Прочие грибы
Тундра:								
Подзолисто-глеевые и торфянисто-глеевые	49	50	0	1	0,5	6	17	17,5
Тайга:								
Таежные подзолы	230	48	0,2	5	1	10	15	2,8
Лесолуговая:								
Дерново-подзолистые целинные	98	64	0,5	4	2	6	8	8,5
Дерново-подзолистые окультуренные	102	60	0,6	3	9	7	2	16,4
Лесостепная:								
Серые лесные	70	73	0,2	8	0,5	6	0,3	0
Серые лесные окультуренные	38	68	0,6	3	10	16	0,2	0,2
Степные:								
Черноземы целинные	60	63	1	8	2	1	0,2	17,8
Черноземы окультуренные	37	55	3	5	9	7	0,5	15,5
Сухая степь:								
Каштановые целинные	57	57	7	3	10	7	3	8
Пустынная степь:								
Сероземы целинные	35	30	38	0,2	7	6	2	15,8
Сероземы окультуренные	43	50	10	4	11	5	2	15
Субтропики:								
Желтоземы	128	57	20	12	7	2	0,2	0,8
Почвы Юга с трудными растительными условиями:								
Солонцы под лесом	130	22	7	26	2	25	0,2	11,8
Солонцы под степью	73	51	15	9	13	2	0,2	0,8
Солончаки	46	50	27	2	8	9	0,6	2,4
Такыры	85	21	52	0	3	5	17	1,0

льна, корневых гнилей, вертициллезного увядания хлопчатника и других инфекционных болезней сельскохозяйственных растений. Данный гриб также подавляет развитие многоядного паразита — склеротинии Sclerotinia sclerotiorum, вызывающего заболевание склеротиниоз многих растений, в том числе кукурузы и подсолнечника. Гриб образует два известных антибиотика: глиотоксин и виридин, обладающих антибактериальными и антигрибными свойствами (против патогенных бактерий и грибов).

Триходерма Конинга (Trichoderma koningii) образует колонии на картофельно-сахарозной среде. Вначале они белые, в виде ватообразных клубочков, впоследствии становятся светло-зелеными, но никогда не бывают темно-зелеными. Колонии на чапек-агаре распростертые, пушистые, вначале белые, с возрастом различных оттенков зеленого цвета, но не темно-зеленые.

У грибов рода *вертицилл* (Verticillium) гифы бесцветные или светлые. Конидиеносцы приподнимающиеся, разветвленные, с ясно выраженной главной осью и отходящими боковыми ветвями; ветви первого порядка большей частью расположены на основной оси мутовчато или супротивно, реже поочередно; ветви второго и последующих порядков — мутовчато; конечные веточки — ф и а л и д ы — расположены под острым углом; на фиалиде — по одной конидии. Иногда выделяется слизь, которая склеивает отделяющиеся конидии в ложные головки, быстро распадающиеся. Конидии одноклеточные, шаровидные, обратнояйцевидные, бесцветные или светлые. У некоторых видов образуется темный покоящийся мицелий, микросклероции и хламидоспоры.

Вертициллы — большая группа мутовчатых грибов, которые можно обнаружить при исследовании воздуха, воды и почвы. Наибольшее количество вертициллов встречается в кислых почвах. Среди почвенных вертициллов есть несколько видов, патогенных для растений (стр. 395). Они вызывают увядание растений (вилт). Поражая какое-либо растение, патогенный гриб проникает в сосудистую систему, развивая мицелий в сосудах, проводящих воду, вызывает трахеомикозное заболевание, проявляющееся в увядании растений. В результате этого заболевания растение может потерять всю листву, засыхает и погибает.

Вертицилл кирпично-красный (Verticillium lateritium) имеет красные колонии с белым краем.

Этот вид гриба довольно часто встречается в лесных почвах Западной Сибири. Вертицилл входит в состав комплекса грибов, обусловливающего развитие кагатной гнили свеклы. Гриб поражает корнеплоды во время их хранения в кагатах (в бурах). На зараженных корнях развиваются плесени различного цвета и по мере развития гнили происходит отмирание и разложение ткани корней. Развитию гнили способствуют неправильные условия хранения свеклы.

Грибы рода *ауреобазидиум* (Aureobasidium) имеют слабо развитый мицелий, вначале бесцветный, позже темный. Гифы состоят из цепочек темных, толстостенных клеток, от которых отпочковываются одноклеточные, овальные или эллипсоидные конидии.

Ауреобазидиум почкующийся (Aureobasidium pullulans). Гифы мицелия состоят из темных с толстой оболочкой клеток.

Грибы рода *альтернария* (Alternaria), как большинство почвенных темноцветных гифомицетов, наиболее распространены в южных широтах. Особенно часто они встречаются в почве ризосферы многих травянистых растений. Многие из них вызывают заболевания высших растений.

Альтернария тонкая (Alternaria tenuis) имеет колонии дымчато-оливковые или темно-оливковые. Конидиеносцы простые или разветвляющиеся, с перегородками, прямые или слегка коленчато-изогнутые.

Этот вид широко распространен в почвах южных широт. Наибольшее количество гриба обнаружено в черноземной почве, несколько менее — в серой оподзоленной почве и в дерново-подзолистой. Из экстрактов мицелия и культуральной жидкости альтернарии извлекают различные ферменты.

Гриб вызывает заболевание альтернариоз у большого ряда сельскохозяйственных растений (например, ржи, ячменя, кукурузы, риса, гороха, сои).

Ряд грибов рода *стахиботрис* (Stachybotrys) довольно часто обнаруживается в почвах Севера. Особенно они распространены на природных целлюлозосодержащих субстратах.

Стахиботрис чередующийся (Stachybotrys alternans) имеет мицелий бледно-оливковый, позже оливково-бурый. Развиваясь сапрофитно на мертвых частях растений (стерне, соломе, засохших стеблях различных сорняков), этот почвенный гриб широко распространен в природе. Он принимает участие в разложении растительной клетчатки. В процессе своей жизнедеятельности он образует токсическое вещество, выделяемое им в субстрат. При попадании вместе с соломой в организм лошадей гриб своим токсином вызывает у животных сначала раздражение слизистой оболочки рта и кишечника, а затем, при систематическом потреблении, полное отравление и их гибель. Это заболевание лошадей называют стахиботриотоксикозом.

Группа темноцветных гифомицетов, состоящая главным образом из грибов родов стемфилиум, макроспориум и кладоспориум, широко распространена в почвах южных и умеренных широт по отношению к обильно встречаемым там почвенным грибам из родов пенициллиум и фузариум. Грибы родов стемфилиум, макроспориум, кладоспориум в Туркмении на такырах составляют около 40% всей флоры почвенных грибов. По частоте встречаемости почвенные гифомицеты явно преобладают в южных районах.

Грибы рода *кладоспорий* (Cladosporium) наиболее распространены в почвах южных широт. Многие виды этого рода — полупаразиты. На многих растениях они образуют темно- или серовато-оливковые бархатистые пятна(стр. 399).

Кладоспорий Траншеля (Cladosporium transchelii) особенно широко распространен в почвах южных районов Украины.

Род Пеницилл (Penicillium)

Пенициллы по праву занимают первое место по распространению среди гифомицетов. Естественный резервуар их — почва, причем они, будучи в большинстве видов космополитами, в отличие от аспергиллов, приурочены больше к почвам северных широт.

Как и аспергиллы, они наиболее часто обнаруживаются в виде плесневых налетов, состоящих в основном из конидиеносцев с конидиями, на самых разных субстратах, главным образом растительного происхождения.

Представители этого рода были обнаружены одновременно с аспергиллами благодаря их в общем сходной экологии, широкому распространению и морфологическому сходству.

Мицелий пенициллов в общих чертах не отличается от мицелия аспергиллов. Он бесцветный, многоклетный, ветвящийся. Основное различие между этими двумя близкими родами заключается в строении конидиального аппарата. У пенициллов он более разнообразен и представляет собой в верхней части кисточку различной степени сложности (отсюда его синоним «кистевик»). На основе строения кисточки и некоторых других признаков (морфологических и культуральных) в пределах рода установлены секции, подсекции и серии.

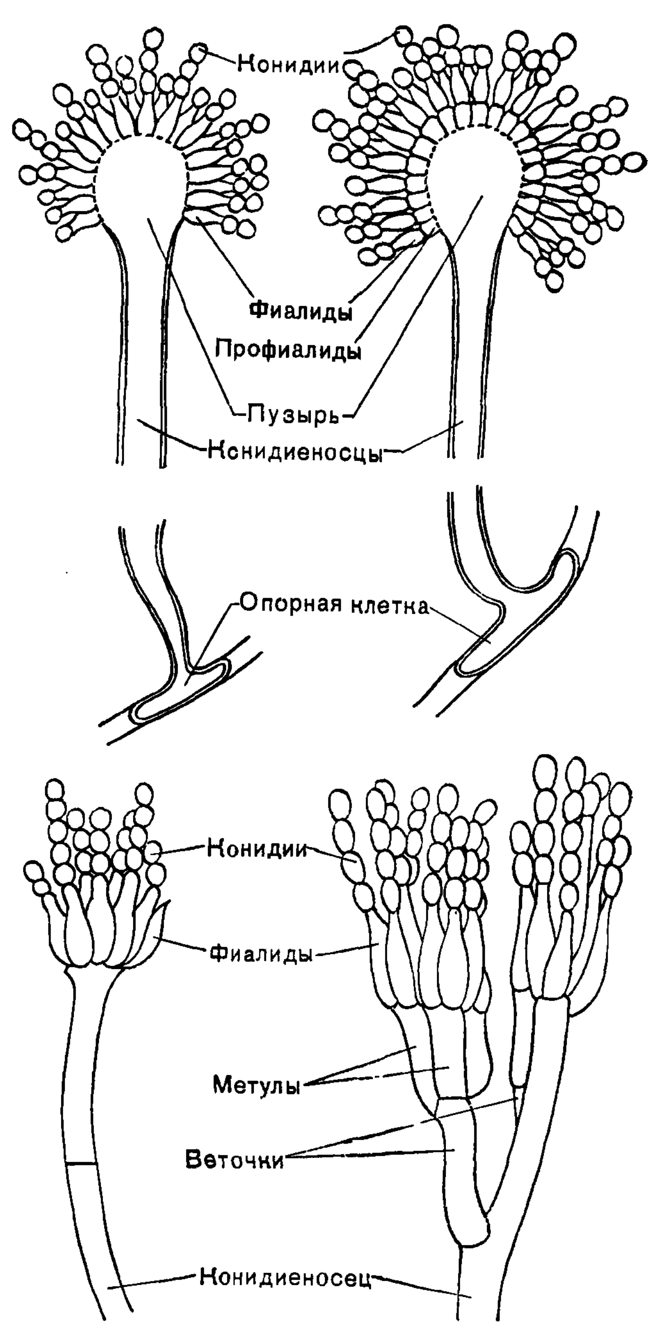


Рис. 231. Строение конидиеносцев:
в в е р х у — аспергилл; в н и з у — пеницилл.

Самые простые конидиеносцы у пенициллов несут на верхнем конце только пучок фиалид, образующих цепочки конидий, развивающихся базипетально, как у аспергиллов. Такие конидиеносцы называют одномутовчатыми или моновертициллятными (секция Monoverticillata, рис. 231). Более сложная кисточка состоит из м е т у л, т. е. более или менее длинных клеток, расположенных на вершине конидиеносца, а на каждой из них находится по пучку, или мутовке, фиалид. При этом метулы могут быть или в виде симметричного пучка (рис. 231), или в небольшом количестве и тогда одна из них как бы продолжает основную ось конидиеносца, а другие располагаются на нем не симметрично (рис. 231). В первом случае они называются симметричными (секция Biverticillata-symmetrica), во втором — асимметричными (секция Asym-

metrica). Асимметричные конидиеносцы могут иметь еще более сложное строение: метулы тогда отходят от так называемых веточек (рис. 231). И наконец, у немногих видов как веточки, так и метулы могут быть расположены не в один «этаж», а в два, три и больше. Тогда кисточка оказывается как бы многоэтажной, или многомутовчатой (секция Polyverticillata). У некоторых видов конидиеносцы объединяются в пучки — к о р е м и и, особенно хорошо развитые в подсекции Asymmetrica-Fasciculata. Когда коремии преобладают в колонии, их можно видеть невооруженным глазом. Иногда они бывают высотой 1 *см* и больше. Если в колонии коремии слабо выражены, то она имеет мучнистую или зернистую поверхность, чаще всего в краевой зоне.

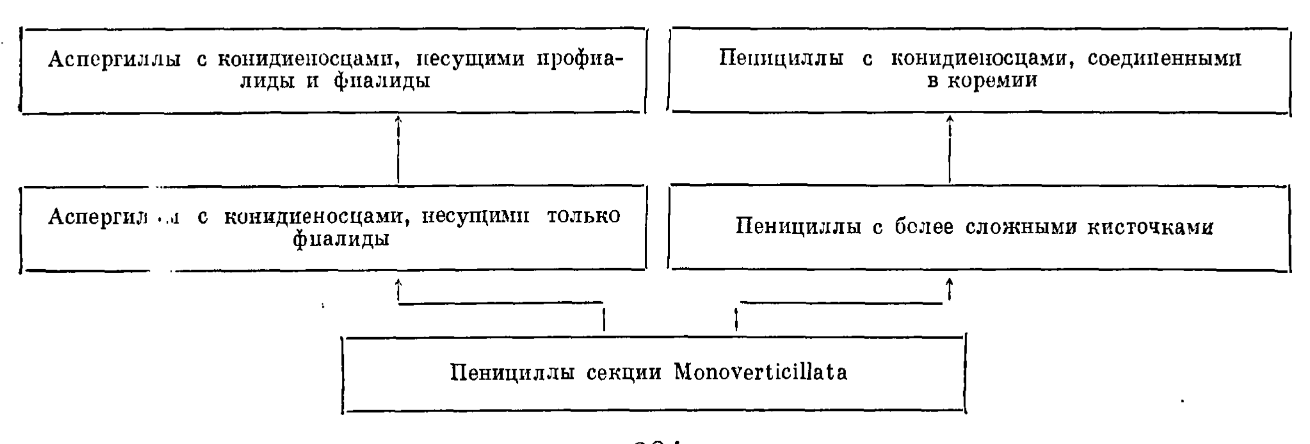
Детали строения конидиеносцев (гладкие они или шиповатые, бесцветные или окрашенные), размеры их частей могут быть различны в разных сериях и у разных видов, так же как форма, строение оболочки и размеры зрелых конидий (табл. 56).

Так же как у аспергиллов, у некоторых пенициллов имеется высшее спороношение — сумчатое (половое). Сумки так же развиваются в клейстотециях, похожих на клейстотеции аспергиллов. Эти плодовые тела были впервые изображены в работе О. Б р е ф е л ь д о м (1874).

Интересно, что у пенициллов существует та же закономерность, которая отмечена для аспергиллов, а именно: чем проще строение конидиеносного аппарата (кисточки), тем у большего числа видов мы находим клейстотеции. Таким образом, чаще всего они обнаруживаются в секциях Monoverticillata и Biverticillata-Symmetrica. Чем сложнее кисточка, тем меньше в этой группе встречается видов с клейстотециями. Так, в подсекции Asymmetrica-Fasciculata, характеризующейся особенно мощными конидиеносцами, объединенными в коремии, нет ни одного вида с клейтотециями. Из этого можно заключить, что эволюция пенициллов шла в направлении усложнения конидиеносного аппарата, возрастающей продукции конидий и угасания полового размножения. По этому поводу можно высказать некоторые соображения. Так как у пенициллов, как и у аспергиллов, имеется гетерокариозис и парасексуальный цикл, то эти особенности представляют собой ту базу, на основе которой могут возникать новые формы, приспосабливающиеся к разным экологическим условиям и способные завоевать новые жизненные пространства для особей вида и обеспечивать его процветание. В соединении с тем огромным количеством конидий, которые возникают на сложном конидиеносце (оно измеряется десятками тысяч), в то время как в сумках и в клейстотециях в целом количество спор несоизмеримо меньше, общая продукция этих новых форм может быть очень велика. Таким образом, наличие парасексуального цикла и эффективного образования конидий, по существу, обеспечивает грибам ту выгоду, которую другим организмам доставляет половой процесс по сравнению с бесполым или вегетативным размножением (см. стр. 375).

В колониях многих пенициллов, как у аспергиллов, имеются склероции, служащие, по-видимому, для перенесения неблагоприятных условий.

Таким образом, в морфологии, онтогенезе и других особенностях аспергиллов и пенициллов имеется очень много общего, что позволяет предполагать их филогенетическую близость. Некоторые пенициллы из секции Monoverticillata имеют сильно расширенную верхушку конидиеносца, напоминающую вздутие конидиеносца аспергиллов, и, как аспергиллы, встречаются чаще в южных широтах. Поэтому можно представить себе отношения между этими двумя родами и эволюцию в пределах этих родов следующим образом:



Внимание к пеницилламъ возросло, когда у них впервые была открыта способность образовывать антибиотик п е н и ц и л л и н. Тогда в изучение пенициллов включились ученые самых разнообразных специальностей: бактериологи, фармакологи, медики, химики и т. д. Это вполне понятно, так как открытие пенициллина было одним из выдающихся событий не только в биологии, но и в ряде других областей, особенно в медицине, ветеринарии, фитопатологии, где антибиотики нашли затем самое широкое применение. Именно пенициллин был первым открытым антибиотиком. Широкое признание и применение пенициллина сыграло большую роль в науке, так как ускорило открытие и введение в лечебную практику других антибиотических веществ.

Лечебные свойства плесеней, образуемых колониями пенициллов, были впервые отмечены русскими учеными В. А. М а н а с с е и н ы м и А. Г. П о л о т е б н о в ы м еще в 70-х годах прошлого века. Они использовали эти плесени для лечения кожных заболеваний и сифилиса.

В 1928 г. в Англии профессор А. Ф л е м и н г обратил внимание на одну из чашек с питательной средой, на которую была посеяна бактерия стафиллококк. Колония бактерии перестала расти под действием попавшей из воздуха и развивавшейся в этой же чашке сине-зеленой плесени. Флеминг выделил гриб в чистую культуру (зто оказался Penicillium notatum) и продемонстрировал его способность продуцировать бактериостатическое вещество, которое он назвал пенициллином. Флеминг рекомендовал использовать это вещество и отметил, что его можно применять в медицине. Однако значение пенициллина стало очевидным в полной мере лишь в 1941 г. Ф л о р и, Ч е й н и другие описали методы получения, очистки пенициллина и итоги первых клинических испытаний этого препарата. После этого была намечена программа дальнейших исследований, включавшая поиски более подходящих сред и способов культивирования грибов и получения более продуктивных штаммов. Можно считать, что именно с работ по повышению продуктивности пенициллов началась история научной селекции микроорганизмов.

Еще в 1942—1943 гг. было установлено, что способностью продуцировать большое количество пенициллина обладают также некоторые штаммы другого вида — P. chrysogenum (табл. 57). Активные штаммы были выделены в СССР в 1942 г. профессором З. В. Е р м о л ь е в о й с сотрудниками. Много продуктивных штаммов выделено и за рубежом.

Вначале пенициллин получали, используя штаммы, выделенные из различных природных источников. Это были штаммы P. notatum и P. chrysogenum. Затем были отобраны изоляты, дававшие более высокий выход пенициллина, сначала в условиях поверхностной, а потом и погруженной культуры в особых чанах — ферментерах. Был получен мутант Q-176, отличающийся еще более высокой продуктивностью, который и использовался для промышленного получения пенициллина. В дальнейшем на основе уже этого штамма были селекционированы еще более активные варианты. Работа по получению активных штаммов ведется непрерывно. Высокопродуктивные штаммы получают преимущественно при помощи сильнодействующих факторов (рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, химические мутагены).

Рис. 232. Конидиеносец пеницилла Penicillium cyclopium.

Лечебные свойства пенициллина очень разнообразны. Он действует на гноеродные кокки, гонококки, анаэробные бактерии, вызывающие газовую гангрену, в случаях различных абсцессов, карбункулов, раневых инфекций, остеомиелита, менингита, перитонита, эндокардитов и дает возможность спасти жизнь больных, когда другие лечебные препараты (в частности, сульфамидные) бессильны.

В 1946 г. удалось осуществить синтез пенициллина, который был идентичен природному, полученному биологическим путем. Однако современная пенициллиновая промышленность базируется на биосинтезе, так как он дает возможность массового изготовления дешевого препарата.

Из секции Monoverticillata, представители которой чаще встречаются в более южных

районах, наиболее распространен Penicillium frequentans. Он образует на питательной среде широко растущие бархатистые зеленые колонии с красновато-коричневой обратной стороной. Цепочки конидий на одном конидиеносце обычно соединены в длинные колонки, хорошо видимые при малом увеличении микроскопа. P. frequentans продуцирует ферменты пектиназу, используемую для просветления фруктовых соков, и протеиназу. При низкой кислотности среды этот гриб, как и близкий к нему P. spinulosum, образует глюконовую кислоту, а при более высокой кислотности — лимонную.

Из лесных почв и подстилки главным образом хвойных лесов разных мест земного шара выделяется обычно P. thomii (табл. 56, 57), легко отличимый от других пенициллов секции Monoverticillata наличием розовых склероциев. Штаммы этого вида отличаются высокой активностью в разрушении танина, а также они образуют пенициллиновую кислоту — антибиотик, действующий на грамположительные и грамотрицательные бактерии, микобактерии, актиномицеты, на некоторые растения и животных.

Многие виды из той же секции Monoverticillata были выделены с предметов военного снаряжения, с оптических инструментов и других материалов в условиях субтропиков и тропиков.

С 1940 г. в странах Азии, особенно в Японии и Китае, известно тяжелое заболевание людей под названием отравления от желтого риса. Оно характеризуется сильным поражением центральной нервной системы, двигательных нервов, расстройством сердечно-сосудистой системы и органов дыхания. Причиной заболевания оказался гриб P. citreo-viride, выделяющий токсин цитреовиридин. В связи с этим было высказано предположение, что при заболевании людей бери-бери наряду с авитаминозом имеет место и острый микотоксикоз.

Не меньшее значение имеют представители секции Biverticillata-symmetrica. Они выделяются из различных почв, из растительных субстратов и промышленных изделий в условиях субтропиков и тропиков.

Многие из грибов этой секции отличаются яркой окраской колоний и выделяют пигменты, диффундирующие в окружающую среду и окрашивающие ее. При развитии этих грибов на бумаге и бумажных изделиях, на книгах, предметах искусства, тентовых покрытиях, обивках автомобилей образуются цветные пятна. Один из основных грибов на бумаге и книгах — P. purpurogenum. Его широко растущие бархатистые желтовато-зеленые колонии обрамлены желтой каймой растущего мицелия, а обратная сторона колонии имеет пурпурно-красную окраску. Красный пигмент выделяется и в окружающую среду.

Иногда P. purpurogenum паразитирует на растениях, в частности на корнях проростков кукурузы, на грибах аспергиллах, поселяется также на личинках некоторых видов комаров. Его споры, находящиеся в воздухе, могут быть причиной аллергических явлений (астмы, сенной лихорадки). Этот гриб вызывает также нередко отомикозы. Он входит в группу почвенных грибов-токсинообразователей и, в частности, угнетает развитие в почве азотфиксирующей бактерии Azotobacter chroococcum.

Особенно большое распространение и значение среди пенициллов имеют представители секции Asymmetrica.

Выше уже говорилось о продуцентах пенициллина — P. chrysogenum и P. notatum. Они встречаются в почве и на различных органических субстратах. Макроскопически их колонии сходны. Они имеют зеленую окраску, и для них, как и для всех видов серии P. chrysogenum, характерно выделение на поверхности колонии эксудата желтого цвета и такого же пигмента в среду (табл. 57).

Можно добавить, что оба эти вида вместе с пенициллином часто образуют эргостерол.

Очень большое значение имеют пенициллы из серии P. roqueforti. Они обитают в почве, но преобладают в группе сыров, характеризующихся «мраморностью». Это сыр «Рокфор», родиной которого является Франция; сыр «Горгонцола» из Северной Италии, сыр «Стилтон» из Англии и др. Всем этим сырам свойственны рыхлая структура, специфический вид (прожилки и пятна голубовато-зеленого цвета) и характерный аромат. Дело в том, что соответствующие культуры грибов используются в определенный момент процесса изготовления сыров. P. roqueforti и родственные виды способны расти в рыхло спрессованном твороге потому, что хорошо переносят пониженное содержание кислорода (в смеси газов, образующихся в пустотах сыра, его содержится меньше 5%). Кроме того, они устойчивы к высокой концентрации соли в кислой среде и образуют при этом липолитические и протеолитические ферменты, воздействующие на жировые и белковые компоненты молока. В настоящее время в процессе изготовления указанных сыров применяют селекционированные штаммы грибов.

Из мягких французских сыров —«Камамбер», «Бри» и др. — выделены P. camamberti и P. caseicolum. Оба эти вида так давно и настолько адаптировались к своему специфическому субстрату, что из других источников почти не выделяются. В заключительной стадии изготовления сыров «Камамбер» или «Бри» творожную массу помещают для созревания в специальную камеру с температурой 13—14 °С и влажностью 55—60%, воздух которой содержит споры соот-

ветствующих грибов. В течение недели вся поверхность сыра покрывается пушистым белым налетом плесени толщиной 1—2 *мм*. Примерно в течение десяти дней плесневый налет приобретает голубоватый или зеленовато-серый цвет в случае развития P. camamberti или остается белым при преимущественном развитии P. caseicolum. Масса сыра под воздействием ферментов грибов приобретает сочность, маслянистость, специфические вкус и аромат.

Кроме указанных пенициллов, используемых человеком в столь различных направлениях, среди представителей секции Asymmetrica имеется много вредоносных. Так, большой экономический ущерб причиняют P. digitatum и P. italicum, вызывающие гниение плодов цитрусовых. Часто обе гнили встречаются вместе, но они легко различимы, особенно в начале образования плесневых налетов. P. digitatum — раневой паразит, т. е. в здоровые, неповрежденные плоды его мицелий проникнуть не может. При благоприятных условиях он очень быстро распространяется по поверхности плодов, покрывая их в течение трех-четырех дней зеленовато-оливковым плотным налетом конидий. Пораженные плоды очень быстро сохнут на воздухе, сморщиваются и в заключение покрываются углублениями и мумифицированной коркой грязно-оливково-коричневого цвета («зеленая гниль» плодов цитрусовых).

P. digitatum выделяет этилен, вызывающий более быстрое созревание здоровых плодов цитрусовых, находящихся поблизости от плодов, пораженных этим грибом.

P. italicum представляет собой сине-зеленую плесень, вызывающую мягкую гниль плодов цитрусовых. Этим грибом чаще поражаются апельсины и грейпфруты, чем лимоны, в то время как P. digitatum развивается с равным успехом на лимонах, апельсинах и грейпфрутах. При интенсивном развитии P. italicum плоды быстро теряют свою форму и покрываются пятнами слизи.

Конидиеносцы P. italicum часто соединяются в коремии, и тогда плесневый налет приобретает зернистость. Оба гриба имеют приятный ароматический запах.

В почве и на различных субстратах (зерне, хлебе, промышленных товарах и т. п.) часто встречается P. expansum (табл. 58). Но особенно известен он как причина быстро развивающейся мягкой коричневой гнили яблок. Потери яблок от этого гриба при хранении составляют иногда 85—90%. Конидиеносцы этого вида также образуют коремии. Массы спор его, присутствующие в воздухе, могут вызывать аллергические заболевания.

Некоторые виды коремиальных пенициллов приносят большой вред цветоводству. P. corymbiferum выделяется с луковиц тюльпанов в Голландии, гиацинтов и нарциссов в Дании. Установлена также патогенность P. gladioli для луковиц гладиолусов и, по-видимому, для других растений, имеющих луковицы или мясистые корни.

Большое значение из коремиальных грибов имеют пенициллы из серии P. cyclopium. Они широко распространены в почве и на органических субстратах, часто выделяются с зерна и зерновых продуктов, с промышленных товаров в разных зонах земного шара и отличаются высокой и разнообразной активностью.

P. cyclopium (рис. 232) принадлежит к одним из самых сильных токсинообразователей в почве.

Некоторые пенициллы секции Asymmetrica (P. nigricans) образуют антигрибной антибиотик гризеофульвин, который показал хорошие результаты в борьбе с некоторыми болезнями растений. Его можно использовать для борьбы с грибами, вызывающими заболевания кожи и волосяных луковиц у людей и животных.

По-видимому, наиболее процветающими в природных условиях оказываются представители секции Asymmetrica. Они имеют более широкую экологическую амплитуду, чем другие пенициллы, лучше других переносят пониженную температуру (P. puberulum, например, может образовывать плесневые налеты на мясе в холодильниках) и относительно меньшее содержание кислорода. Многие из них встречаются в почве не только в поверхностных слоях, но и на значительной глубине, особенно коремиальные формы. Для некоторых видов, как, например, для P. chrysogenum, установлены очень широкие температурные границы (от —4 до +33 °C).

Имея широкий набор ферментов, пенициллы заселяют различные субстраты и принимают самое активное участие в аэробном разрушении растительных остатков.

Использование продуктов обмена веществ пенициллов далеко не исчерпано, и дальнейшее изучение, без сомнения, откроет новые возможности их применения в различных отраслях народного хозяйства.

Род Аспергилл (Aspergillus)

Грибы из рода аспергилл, описанного впервые в 1729 г. итальянским микологом П. Микели,— одни из наиболее распространенных гифомицетов. Естественное местообитание их — верхние горизонты почвы, особенно в южных широтах. Но чаще всего их обнаруживают на различных продуктах, главным образом растительного происхождения, где колонии их образуют плесневые налеты разного цвета, особенно часты голубовато-зеленые, реже других цветов. Колонии аспергиллов появляются на

хлебе, хранящемся при повышенной влажности, на варенье, влажных обоях, изделиях из кожи и т. п. Следовательно, большинство видов аспергиллов — сапрофиты. Но в этом роде имеются и паразиты животных и человека.

Вегетативное тело аспергиллов — многоклетный, очень ветвистый мицелий, пронизывающий субстрат. Клетки мицелия многоядерны. Иногда развивается и обильный воздушный мицелий. У большинства аспергиллов плесневый налет состоит из конидиеносцев с конидиями. Конидиеносцы отходят вверх от особых клеток мицелия — опорных клеток (рис. 231). У разных видов конидиеносцы имеют различные размеры, могут представлять собой одну клетку или, реже, иметь перегородки, у немногих ветвятся. У большинства аспергиллов конидиеносцы бесцветны, как и гифы мицелия, а у некоторых (например, у представителей групп A. nidulans, A. ochraceus) они коричневатые или желтоватые. Оболочки их у большинства гладкие, у немногих (группа A. ochraceus, A. effusus из группы A. nidulans) шиповатые. Верхняя часть конидиеносца вздувается, образуя пузырь, у большинства округлый, у отдельных видов в различной степени вытянутый. На пузыре или радиально, или только в верхней его части размещаются флажковидные клетки — ф и а л и д ы, из узкого горлышка которых выходят одна за другой, располагаясь в цепочку, одноклетные конидии. Непосредственно у отверстия наверху фиалиды конидии имеют тонкую оболочку, часто бесцветны или бледно окрашены, и окончательное созревание и оформление их происходит постепенно. Чем выше по цепочке, тем конидии крупнее, интенсивнее окрашены и более зрелы (табл. 56). Зрелые конидии имеют определенную форму и окраску, у многих аспергиллов становятся при созревании шиповатыми или бугорчатыми. Окраска массы конидий как раз и придает тот или иной цвет плесневому налету, т. е. колонии.

У некоторых аспергиллов, находящихся, по-видимому, на более высокой ступени эволюционного развития, увеличение количества образующихся конидий происходит в результате того, что на пузыре конидиеносца возникает серия клеток (п р о ф и а л и д), на которых сидят пучками, или мутовками, фиалиды (рис. 231). При малом увеличении микроскопа верхушка конидиеносца аспергилла, несущая цепочки конидий, внешне очень похожа на наконечник лейки, из отверстий которого льются струйки воды. Поэтому русское название аспергилла — леечный гриб. Однако точный перевод аспергилла будет «косматая голова», что также очень хорошо согласуется с впечатлением, производимым при рассматривании конидиеносцев с цепочками конидий.

По мере созревания конидии отваливаются, переносятся на новые места и прорастают при благоприятных условиях, образуя мицелий.

При помощи конидий, т. е. бесполым путем, размножается большинство аспергиллов. Однако некоторым из них свойственно и высшее спороношение — сумчатое, т. е. половое. В колониях таких видов бывают заметны невооруженным глазом маленькие шарики, у большинства желтого цвета. Это плодовые тела — к л е й с т о т е ц и и (стр. 89). Они были впервые обнаружены Г. Л и н к о м (1809) в гербарном материале.

Клейстотеции сохранились главным образом у тех аспергиллов, у которых конидиеносцы имеют более простое строение: не несут на своем пузыре тех дополнительных элементов (п р о ф и а л и д), которые характерны для видов, утративших сумчатое спороношение.

В настоящее время сумчатая стадия известна почти у всех видов группы A. glaucus, у всех видов серии A. fischeri из группы A. fumigatus, у многих видов группы A. nidulans и у некоторых видов групп A. ornatus, A cremeus и A. ochraceus. Эти грибы имеют фиалиды, образующиеся непосредственно на пузыре конидиеносца (без профиалид).

На клейстотеции похожи склероции, образующиеся у многих видов аспергиллов из групп A. candidus, A. niger, A. flavus и A. ochraceus. Но, в отличие от клейстотециев, они представляют собой простое сплетение гиф мицелия и внутри нет сумок. Можно предположить, что склероции — это клейстотеции, утратившие способность формировать аскоспоры. Подтверждением такого предположения служит образование внутри склероциев сумчатого спороношения, например у A. alliaceus.

Склероции особенно обильны при высоком содержании в среде нитратов и сахарозы и при температуре 20—25°C.

Иногда за клейстотеции или склероции можно принять сходные по внешнему облику образования, наблюдающиеся в колониях некоторых групп (A. nidulans, A. versicolor, A. ustus). Это скопления шаровидных или извитых клеток с такими толстыми оболочками, что полость этих клеток почти полностью облитерируется. Иногда их принимают за хламидоспоры. Действительно, у A. nidulans прослежено прорастание этих клеток в мицелий. Однако истинная природа толстостенных клеток не установлена.

У аспергиллов, так же как у пенициллов и многих других грибов, имеются дополнительные механизмы образования новых форм, кроме полового процесса. Первое сообщение о гетерокариозе у A. niger (табл. 58) и A. nidulans, было опубликовано в 1940 г. Г. Х. Г о с с о п о м с сотрудниками. Парасексуальный

процесс, существенный момент в котором представляет гетерокариоз, был также впервые продемонстрирован на A. nidulans в 1952 г. Ж. Е. Ропером, а затем на A. niger Л. Понтекорво и др. С тех пор он был всесторонне изучен у многих других видов и родов грибов.

То, что именно аспергиллы были подвергнуты такому усиленному изучению в указанном плане, отнюдь не было случайным. Примерно с середины XIX в. аспергиллы уже привлекали к себе внимание как активные агенты процессов разрушения самых разнообразных материалов, как возбудители заболеваний и причина токсикозов животных и человека, как продуценты различных ферментов и других ценных продуктов обмена веществ, с успехом используемых в ряде отраслей промышленности. Кроме того, они хорошо растут в лабораторных условиях, почему и стали одним из излюбленных объектов исследований. Достаточно сказать, что между 1891 и 1928 гг. было опубликовано более 2000 работ по аспергиллам, посвященных главным образом физиологии, биохимии и генетике видов этих грибов. Изучение их продолжается и в настоящее время. Особенно активно работают с аспергиллами в лабораториях с 1940 г., когда их стали использовать как вообще весьма удобные модели в исследованиях генетических закономерностей, различных физиологических процессов, путей обмена веществ и т. п.

Некоторые группы и виды аспергиллов широко распространены в природе и имеют, как уже было сказано, весьма существенное практическое значение. Это в первую очередь представители группы A. niger, наиболее активно используемые в промышленности и в лабораторных исследованиях. Только видам этой группы начиная с 1945 г. было посвящено свыше 1000 научных статей! Они выделяются из почвы в разных странах и на разных континентах, т. е. являются космополитами. Они развиваются на зерне во время его хранения, на плодах, овощах, хлопчатобумажных изделиях, коже и материалах, богатых белками.

Колонии видов группы A. niger коричневые, шоколадные или черные (табл. 58). Конидиеносцы несут профиалиды с мутовками фиалид.

Виды группы A. niger отличаются многообразной биохимической активностью. Они вырабатывают разнообразные ферменты — амилолитические, протеиназы, пектиназу, липазу, глюкозооксидазу, ферменты, разрушающие роговое вещество, хитин и др. Уже в 1787 г. было описано «сбраживание» галловых орешков при помощи A. niger, вырабатывающего фермент таназу, с образованием галловой кислоты, которая используется для производства ряда красок, чернил, некоторых фармацевтических препаратов. В настоящее время при помощи пектолитических ферментов A. niger и A. foetidus в ряде стран производят осветление фруктовых соков и вин. В Японии пектолитические ферменты A. niger используют для расщепления на волокна стеблей растений (рами). Использование ферментов A. awamori позволяет получать кристаллическую глюкозу из крахмала. Из инулина под действием фермента A. niger можно получать фруктозу, и т. д.

Широкое применение получила способность штаммов A. niger и других видов этой группы к образованию лимонной, щавелевой, глюконовой, фумаровой кислот. В СССР и в других странах для производства лимонной кислоты используются штаммы этого вида. Штаммы группы A. niger способны синтезировать витамины биотин, тиамин, рибофлавин и др.

Что касается антибиотических веществ, то их продуцируется ограниченное количество и практическое использование их невелико.

Применение штаммов A. niger в различных лабораторных исследованиях многообразно. В свое время этот вид образно назвали «биохимической лягушкой» (Л. И. Курсанов). Так как они очень чувствительны к минеральным источникам питания, возможно использовать специально отобранные штаммы для определения дефицита некоторых элементов в почве (фосфора, калия, меди и др.) и витаминов, что оказалось значительно проще, точнее и быстрее, чем химические анализы.

В ряде тропических стран отмечены заболевания растений, вызываемые штаммами A. niger, например проростков арахиса, хлопчатника, сорго в Восточной Африке (Судан), Индии. Гриб A. carbonarius описывают как причину гнили винограда в Индии.

Штаммы A. niger, выделенные из заплесневелых кормов, оказались токсичными для животных. Известны случаи отомикозов, легочных аспергиллезов, бронхопневмонии, мицетом конечностей, причиной которых был A. niger.

Не меньшее значение имеют грибы группы A. flavus-oryzae. Для них характерна желтовато-зеленая окраска колоний. Конидиеносцы у некоторых видов несут на вздутии только фиалиды, а у других и профиалиды. Эти грибы встречаются в почве и на самых разнообразных субстратах: растительных остатках, фураже, пищевых продуктах, растительных маслах, пластических массах и других материалах. A. flavus может расти даже на таких, казалось бы, мало подходящих субстратах, как воск, парафин. Грибы этой группы — главные компоненты сообщества плесневых грибов, развивающихся на зерне и семенах, главным образом на рисе, горохе, соевых бобах, арахисе, в плохо проветриваемых хранилищах, даже при 18% влажности. Разнообразие заселяемых субстратов

объясняется тем, что у видов этой группы имеется особенно богатый набор ферментов. Они продуцируют амилазу, протеиназы, липазы, пектиназы (пектазу и протопектиназу), целлюлазу и др. Именно поэтому A. oryzae и родственные виды используются на Востоке для пищевых и других целей в течение не одного столетия. Спиртовая промышленность Японии и других стран Востока целиком основана на ферментативных свойствах грибов этой группы. Ферменты A. oryzae («така-койи») гидролизируют крахмал рисовых зерен при изготовлении рисовой водки — сакэ. Для получения промышленного спирта в Японии в настоящее время с успехом используются и другие источники крахмала, например батат.

При приготовлении продуктов питания из сои и других субстратов, богатых белками, на Востоке (главным образом в Японии) используют уже в течение столетия протеолитические ферменты A. flavus, A. oryzae, A. parasitucus. В производстве китайского и японского соевого соуса ферментативным способом применяют особую закваску, представляющую собой культуру A. oryzae на вареной сое или перловой крупе. Во Вьетнаме ферментативный соево-рисовый соус «тыонг» служит обязательным повседневным пищевым продуктом населения. При приготовлении его протеолитические и амилолитические ферменты плесневых грибов, и лучше других A. oryzae, гидролизируют крахмал и белки сои и риса. В современных условиях ферментные препараты A. flavus, A. oryzae и A. parasiticus с успехом применяют для очистки кож от волос и размягчения кож, для удаления серебра из старых пленок и пластинок, в текстильной промышленности. В СССР также используют ферменты грибов этой группы, например, для изготовления ферментных препаратов, в производстве спиртов и для других целей.

В настоящее время много внимания уделяют селекции штаммов с высокой α-амилазной, мальтазной и протеазной активностью.

Этим не исчерпывается перечень полезных метаболитов. Способность грибов этой группы образовывать коевую кислоту была установлена в начале нашего столетия. Коевую кислоту вырабатывают A. flavus, A. tamarii, A. parasiticus, A. effusus. Они образуют и другие кислоты (β-нитропропионовую, α-кетоглутаровую, лимонную, яблочную, молочную, фумаровую и др.), а также витамины (рибофлавин, тиамин, пантотеновую кислоту, инозитол, биотин, пиридоксин, B_{12}, C, K_3 и др.) и стероиды (тестостерон, тестололактон).

Многообразны проявления паразитных свойств A. flavus и других видов группы по отношению к растениям, насекомым, позвоночным животным и человеку. В частности, от A. flavus нередко страдают проростки хлопчатника. Он вызывает паралич пчел, заболевания шелковичных червей, термитов и других животных, отомикозы у человека. A. parasiticus вызывает легочные заболевания у голубей, цыплят, индюшек, диких птиц, содержащихся в неволе, у лошадей. У людей констатированы случаи инфекции легких и, кроме того, различные внутриполостные поражения, эндокардиты, гранулематоз головного мозга, причиной которых бывает A. parasiticus.

В последние годы A. flavus получил печальную известность как продуцент одного чрезвычайно вредоносного токсического вещества. Драматическая история открытия этого токсина начинается с 1960 г., когда в Англии появилось загадочное заболевание индюшек, при котором они погибали в большом количестве без каких-либо видимых признаков уже известных заболеваний. На одной из ферм в течение двух недель из 1000 молодых индюшек и индюшат погибло 800. А немногим более чем за три месяца на фермах, специализировавшихся на разведении индюшек, их количество уменьшилось на сто с лишним тысяч.

В расследовании причин заболевания приняли участие лаборатория судебной экспертизы Скотленд-Ярда, Общество охраны животных и многие другие организации. Сразу же возникло подозрение на отравление птичьего корма, который и стали проверять в первую очередь на содержание опасных химических веществ, ядов и различных болезнетворных организмов. Все эти испытания дали отрицательные результаты. Тогда обратили внимание на то, что все вспышки болезни «икс», как ее назвали, происходили на фермах, которым поставляли корм две фабрики, добавлявшие, как выяснилось, в корм муку из земляных орехов (арахиса), вывезенных из Бразилии.

Стало известно, что в Кении погибали подобным же образом утята, которым давали корм с добавкой земляных орехов, привезенных из Уганды. И тогда научные сотрудники Лондонского института тропических культур установили, что токсин в больших количествах вырабатывается грибом A. flavus, быстро развивающимся на земляных орехах в условиях высокой влажности и умеренно высокой температуры тропиков и субтропиков. Токсическое вещество назвали а ф л а т о к с и н (от начальных букв названия гриба). Позже выяснилось, что это не одно вещество, а целый комплекс (B_1, B_2, G_1, G_2). Впоследствии был установлен и канцерогенный характер токсина.

Это открытие имеет, помимо медицинского, большое экономическое значение, поскольку во многих районах мира возделывание земляного ореха — одна из основных отраслей хозяй-

ства. Некоторые из стран Африки почти целиком зависят от производства и экспорта земляного ореха и получаемого из него масла. В связи с этим обеспечение надлежащего хранения этого продукта приобретает первостепенное значение, тем более, что последующие опыты показали, во-первых, что афлатоксин оказывает вредное действие (токсическое и канцерогенное) на широкий круг животных, не исключая, по-видимому, и человека, а во-вторых, что и многие другие грибы, развивающиеся на хранящихся продуктах, особенно на земляных орехах, льняном и хлопковом семенах, ливере, рыбе и т. п., тоже продуцируют токсические вещества и могут стать причиной тяжелых заболеваний.

Нельзя не остановиться подробнее на представителе другой группы аспергиллов (группы A. fumigatus) — A. fumigatus, который часто может быть причиной тяжелых заболеваний животных и человека. У этого гриба известно два типа колоний: пушистые, в которых хорошо развит воздушный белый мицелий и слабо представлено конидиальное спороношение, придающее колонии нежно-голубоватый оттенок, и бархатистые — с мицелием в субстрате и обильным конидиальным спороношением, имеющим густую голубовато-зеленую окраску. При рассматривании колонии под малым увеличением микроскопа видно, что цепочки конидий на каждом конидиеносце образуют все вместе плотную колонку. На поверхности вздутия конидиеносца имеются только фиалиды, покрывающие главным образом его верхнюю часть.

A. fumigatus встречается в почве, развивается на фураже, на различных семенах и зерновых продуктах при хранении, на шерсти, хлопке и т. п. Разрушение этих материалов обычно сопровождается значительным повышением температуры. В компостах, например, при высокой температуре (до +50°C) A. fumigatus составляет примерно 70% от общего количества обнаруживаемых там грибов. Можно сказать, что это самые термофильные грибы среди аспергиллов. Вероятно, как раз этим свойством объясняется то, что A. fumigatus чаще других аспергиллов встречается как паразит животных и человека. Именно он основной паразит домашних и диких птиц, у которых поражает дыхательные пути. У людей этот гриб вызывает легочный аспергиллез, хроническую эмфизему легких и аллергии с симптомами ангины, но чаще бывает причиной тяжелых отомикозов.

A. fumigatus образует токсин, оказывающий гемолитическое и антигенное действие. Экстракт из мицелия этого вида раздражающе действует на кожу и почки.

Аспергилл дымящий (A. fumigatus) продуцирует антибиотик фумагиллин, активный против стафилококкового бактериофага и, главное, обладающий лечебными свойствами против амебной дизентерии, нозематоза пчел, активно тормозящий развитие ряда перевивных опухолей. В лаборатории антибиотиков МГУ под руководством З. Э. Беккер и А. Б. Силаева был получен отечественный препарат кристаллического фумагиллина.

Из мицелия A. fumigatus выделен алкалоид фестуклавин, используемый в медицине и ранее получаемый только из спорыньи (Claviceps purpurea), и два новых алкалоида — фумигаклавины А и В.

В последнее время грибу A. fumigatus приписывают активную роль в разрушении хитиновых веществ в почве. Широкое распространение штаммов этого гриба в различных условиях, многообразная биохимическая деятельность, свойственная им, особенно в условиях повышенных температур, большая стойкость (их мицелий и споры могут сохранять жизнеспособность после пребывания в течение 6—8 *мин* в 60%-ном спирте) обусловливают возрастающий интерес к изучению этой группы.

Широко растущие темно-зеленые бархатистые колонии A. nidulans (табл. 58) из группы того же названия также довольно часто обнаруживаются на различных материалах растительного происхождения. Иногда он выделяется из почвы и из тканей животных и человека, развиваясь главным образом в легких и воздушных мешках цыплят, легких лошадей, в ушных проходах животных и человека.

Многие виды группы A. nidulans образуют ярко-желтые клейстотеции, резко выделяющиеся на темном фоне колонии. В зависимости от соотношения количества клейстотециев и конидиального спороношения окраска колоний меняется от темно-зеленой, если преобладает конидиальное спороношение, до ярко-желтой в случае массового развития клейстотециев. Аскоспоры видов этой группы пурпурно-красные. В колониях обычно присутствуют и толстостенные клетки в виде крупных желтых скоплений.

Особо следует указать, что группа A. nidulans занимает второе место после видов рода *нейроспора* (Neurospora) в генетике грибов. Получено большое количество мутантов, изучают механизм образования митотических рекомбинаций и факторов, определяющих эти процессы, образование гетерокарионов, цитоплазматическую наследственность и т. д.

A. nidulans и полученные из диких штаммов мутанты используют для изучения углеводного, азотного и других типов обмена.

Очень интересна и своеобразна группа A. versicolor. Для ее представителей характерно образование узкорастущих, выпуклых, плотных колоний, различных желтовато-зеленых или синева-

тых оттенков в конидиальной зоне, часто с розовыми тонами в зоне мицелиального роста. С обратной стороны колонии бывают ярко-красные или вишнево-красные. Такого же цвета пигмент выделяется в среду вокруг колоний.

Наиболее распространены виды A. versicolor и A. sydowii. Они выделяются из почв, особенно южного происхождения, развиваются на зерне, сыре и других продуктах, на различных материалах разного оборудования, автопокрытиях и обивке машин, особенно в условиях тропиков и субтропиков. Выделяя пигмент, они портят некоторые изделия, образуя на них ярко окрашенные пятна в тех участках, где развивались колонии.

Гриб A. versicolor преобладал на пшенице, импортируемой в Италию из Аргентины, США, Сирии и других стран. В музеях многих городов этот гриб был обнаружен на станковой и монументальной живописи. В библиотеках, где 80% повреждений переплетов из дерматина, коленкора или кожи вызываются аспергиллами, он встречается чаще других грибов. Борьба с такого рода повреждениями затрудняется тем, что гриб проявляет устойчивость к большинству антисептиков. Благодаря этому свойству его широко используют при изучении средств, употребляемых для защиты от грибов различных промышленных изделий (например, оптических инструментов, пластических масс и пр.), для оценки устойчивости бумаги к плесневению, для определения эффективности фумигации и других видов обработки почв вегетационных домиков и т. д.

Мы кратко осветили значение только некоторых видов аспергиллов. Однако сказанного достаточно, чтобы представить себе ту огромную роль в природе и хозяйственной деятельности человека, которую они выполняют. Свойственная грибам этого рода широкая экологическая амплитуда дает возможность для развития тех или иных видов при различных условиях окружающей среды. Например, известно, что большинство грибов, в том числе и аспергиллы, активно растут на органических материалах при низких значениях pH. Оказывается, некоторые из них (A. clavatus) не только способны переносить сильное подщелачивание среды, но и сами вызывают это подщелачивание, при котором большинство грибов развиваться не могут. Благодаря этой особенности виды группы A. clavatus часто образуют плесневые налеты на животных тканях.

Многим аспергиллам свойствен ксерофитизм. Так, некоторые представители самой большой по количеству видов группы A. glaucus (A. repens, A. ruber, A. amstelodami) и группы A. ustus хорошо развиваются на зерне и других продуктах, на текстильных изделиях, изоляционных материалах и иных субстратах при низком уровне влажности.

Широкий набор ферментов позволяет аспергиллам осваивать самые разнообразные субстраты. Антибиотические вещества, продуцируемые ими, обеспечивают успешную борьбу с возможными конкурентами. Это создает предпосылки для использования некоторых видов при разработке мер биологической борьбы с фитопатогенными организмами.

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ-САПРОФИТЫ НА ДРЕВЕСИНЕ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКАХ

Жизнь каждого растения, как и животного, имеет начало и конец. В любом лесу наряду с живыми деревьями, кустарниками, травами есть бурелом, валежник, отломившиеся и упавшие на землю сучья и ветви. Везде бывает более или менее мощный слой подстилки, состоящей главным образом из опавших листьев, хвои и т. п. В полях, на лугах, в садах после периода вегетации растений также накапливается много растительных остатков. Вся эта масса органического вещества разлагается в основном под воздействием грибов, превращаясь в более простые соединения, а затем в почву. Таким образом грибы выполняют важную функцию в общем круговороте веществ в природе. Основная роль при этом принадлежит высшим базидиальным и сумчатым грибам. Но некоторые несовершенные грибы также принимают в этом участие.

Биологическое разложение древесины или других растительных остатков представляет собой очень сложный процесс, осуществляемый на разных этапах разными организмами и зависящий от особенностей разлагающегося субстрата и от тех условий, в которых он протекает. На основании оригинальных исследований В. Я. Частухина и последующих работ отечественных и зарубежных ученых можно представить себе, что разложение древесных остатков в лесу происходит по следующей схеме.

На свежеупавшем дереве прежде всего поселяются типичные деревоокрашивающие грибы, использующие главным образом содержимое клеток. Таковы грибы из родов кладоспорий, альтернария и некоторые другие, вызывающие появление на древесине серовато-синих, коричневых и черных окрасок; фузариум, пеницилл окрашивают древесину в розовый или желтый цвет, и т. д. Эти грибы развиваются в паренхимных клетках заболони за счет содержимого клеток и почти не разрушают клеточные стенки. Поэтому древесина на этой стадии, по существу, не изменяет свою структуру и физические свойства.

Вслед за этими грибами в древесину проникает мицелий базидиальных грибов. Его сопро-

вождают так называемые грибы-спутники (пенициллы), которые могут питаться содержимым клеток и использовать промежуточные продукты, образующиеся при разрушении древесины (лигно-целлюлозного комплекса) базидиальными грибами. Грибы-спутники — активные кислотообразователи, содействующие подкислению среды. Это обеспечивает определенные экологические условия, при которых в древесине еще более пышно развивается мицелий основных дереворазрушителей — базидиальных и несовершенных грибов, способных разлагать клетчатку, т. е. видов родов триходерма, стахиботрис и других, а также некоторых сумчатых грибов. По мере разрушения клеточных стенок и исчерпания целлюлозы мицелий базидиальных грибов постепенно отмирает, частично разлагается с выделением аммиака и среда подщелачивается. Пенициллы исчезают, и появляются новые формы грибов, например виды родов гаплографиум (Haplographium), споротрихум (Sporotrichum) и других, при одновременном, более сильном развитии грибов, участвующих в предыдущих стадиях разложения (видов рода триходерма), способных к энергичному расщеплению клетчатки и белков, сильных аммонификаторов. На этой последней стадии разрушения колода теряет свою форму, покрывается мхами и другими растениями, а от древесины остается темная труха. Распад завершается появлением различных шляпочных грибов.

В зависимости от типа леса, породы дерева и других условий состав видов и родов грибов на разных стадиях разложения может несколько варьировать. Например, при разложении сосновой и еловой древесины развиваются разные виды пенициллов. Кроме того, в процессе разложения еловой древесины принимает участие большее количество видов этого рода и т. п.

Сходная картина, т. е. смена видов грибов, наблюдается при разрушении пиломатериалов и другой, так называемой деловой древесины.

Смена одних видов грибов другими имеет место и при разрушении лесных подстилок. Разным стадиям разложения подстилки соответствуют определенные комплексы грибов. В поверхностном слое присутствуют виды альтернария, кладоспорий, сферопсидные и другие грибы, представляющие собой несовершенные стадии сумчатых грибов. Они попадают в подстилку с растительными остатками (хвоей, листьями). Во втором слое, наиболее биогенном и активном, помимо основных разрушителей опада (сумчатых и базидиальных грибов), есть многочисленные несовершенные грибы — пенициллы, триходермы, аспергиллы и др.

Определенная флора несовершенных грибов характерна для разложения растительных остатков в полях или степях.

В последние годы установлено, что группа деревоокрашивающих грибов неоднородна по своему влиянию на древесину. Некоторые из них почти не изменяют ее свойства, другие могут сильно увеличивать водопоглощение, сопротивление ударному изгибу и даже существенно снижать прочность древесины. Есть среди них такие, которые способны переходить к разрушению клеточных стенок, по-видимому, после того, как будут использованы легкоусвояемые вещества содержимого клеток.

Такие изменения, как увеличение водопоглощения, образование отверстий в поперечных стенках клеток паренхимы, способствуют развитию в древесине мицелия базидиальных грибов — основных дереворазрушителей.

У представителей многих родов несовершенных грибов (Myrothecium verrucaria, Trichoderma viride, Trichoderma koningii, Stysanus stemonites, некоторые виды пенициллов) экспериментально установлена способность продуцировать целлюлозолитические ферменты. Это позволяет использовать их в целлюлозно-бумажной промышленности для получения определенных сортов бумаги и картона из древесных отходов.

ГИФОМИЦЕТЫ — ПАРАЗИТЫ РАСТЕНИЙ

Среди гифомицетов известны многие паразиты, вызывающие заболевания растений (фитопаразиты). Некоторые из них могут быть причиной значительных потерь урожая возделываемых растений (пирикуляриоз риса, церкоспороз сахарной свеклы и др.). Чаще всего эти грибы образуют на листьях, стеблях или других органах некроз — пятнистость разного цвета. Некоторые гифомицеты бывают причиной сосудистых заболеваний, приводящих к увяданию растений (вилт хлопчатника и др.), гниению растительных тканей (корневая гниль злаков, фузариозная, или сухая, гниль клубней картофеля, серая гниль цветков, кочанов капусты).

Род Ботритис (Botrytis)

Грибы, относящиеся к роду ботритис, паразитируют на растениях, вызывая серую гниль различных частей их. При этом ботритис образует обильный серый налет, состоящий из мицелия и бесцветных или слабо-дымчатых одноклеточных конидий, размером примерно около 10 *мкм*. Отсюда и название болезни — серая гниль. Кроме конидий и мицелия, у многих видов есть также склероции, после перезимовки или прорастающие в мицелий, или у некоторых форм развивающие плодовые тела — апотеции с сумками и аскоспорами. Развитию плодовых тел предшествует половой процесс.

Центральное место в роде ботритис занимает многоядный паразит *ботритис серый* (B. cinerea) — возбудитель серой гнили многих растений. Особенно опасны серая гниль ягод винограда и земляники, кагатная гниль, поражающая сахарную свеклу во время хранения в кагатах, серая гниль кочанов капусты, стеблевая гниль гречихи, конопли и ряда других растений, гниль плодов тыквенных растений и некоторые другие. При высокой влажности этот гриб вызывает серую гниль цветков многих декоративных растений — пионов, гладиолусов и других, особенно при выращивании цветов в оранжереях.

Возбудитель серой гнили (табл. 59) — космополит, паразитирующий на разных растениях в большинстве районов земного шара. Но, вероятно, в составе популяции этого вида гриба существуют формы или расы, преимущественно поражающие какой-то определенный вид растения, а может быть, приуроченные к той или иной климатической зоне. Во всяком случае, одна из форм этого гриба — активный возбудитель гниения корней сахарной свеклы во время хранения — слабо поражает ягоды винограда. По-видимому, только некоторые формы возбудителя серой гнили образуют сумчатую стадию.

Серый ботритис живет в почве на растительных остатках в виде мицелия и склероциев. Так как гриб может развиваться на отмерших частях многих растений, то источников заражения им в природе всегда много. Развитие гриба с весны чаще всего начинается с разрастания мицелия и образования конидий на склероциях или на зараженных растительных остатках, на которых зимовал мицелий гриба. Конидии гриба инфицируют восприимчивые части растений.

У некоторых форм (или рас) склероции при прорастании образуют сумчатую стадию, и тогда растения заражаются аскоспорами. В нашей стране способность возбудителя серой гнили образовывать сумчатую стадию впервые обнаружена М. А. Кублицкой в Крыму у формы гриба, вызывающего серую гниль ягод и других частей растений виноградной лозы.

Особенности паразитизма у возбудителя серой гнили весьма своеобразны. Для того чтобы вызвать поражение живых тканей растений, он должен сначала поселиться хотя бы на небольшом участке отмершей ткани. После этого своими токсическими выделениями гриб отравляет соседние живые клетки, затем проникает туда и использует их для своего питания, отравляя тем временем следующую группу расположенных рядом живых клеток, постепенно захватывая все новые и новые живые ткани. Токсины паразита как бы идут впереди, подготавливая почву для его питания. Поэтому возбудителя серой гнили часто называют «паразитом теплого трупа», имея в виду, что он непосредственно для питания использует только что убитые им самим ткани.

Поражение винограда серой гнилью начинается уже с весны, с развития гриба на отмерших частях цветка (тычинки и т. п.), отмерших участках листовой пластинки, погибших усиках и т. п. Через некоторое время гриб переходит на живые ткани указанным выше способом.

Серая гниль широко распространена почти во всех районах виноградарства. Для борьбы с серой гнилью винограда применяют опрыскивание виноградников химикатами. В Молдавии выведены сорта винограда, устойчивые к серой гнили.

Во влажные годы от серой гнили гибнет много ягод земляники, иногда до 40—60%. У земляники, кроме ягод, серая гниль поражает бутоны, плодоножки и листья, на которых развиваются мокнущие пятна с характерным серым налетом. Ягоды могут заражаться из почвы, причем сначала заболевают те, которые ближе расположены к земле, а уже от них ягоды верхних ярусов. Гриб может развиваться сначала на остатках лепестков и тычинок, а уже оттуда через цветоложе грибница его проникает в ягоды. Земляника сильнее поражается серой гнилью в загущенных посадках и во время дождливой прохладной погоды.

Для борьбы с серой гнилью земляники нужно уничтожать остатки отмерших растений осенью или весной. Хорошие результаты дает комбинированное применение биологического препарата триходермина при внесении его в почву весной, а затем опрыскивание 1%-ным раствором препарата ТМТД в начале цветения.

Интересный гриб, поражающий цветки красного клевера, открыл в 1914 г. А. С. Бондарцев. Он назвал его *ботритис цветолюбивый* (Botrytis anthophila), а болезнь — цветочной плесенью. У больных растений пыльники покрываются серой плесенью, состоящей из бесцветных одноклеточных конидий возбудителя болезни. Сами растения внешне здоровы, заболевают лишь цветки. Споры гриба разносятся ветром или насекомыми. Попадая на рыльца здоровых цветков, конидии прорастают и грибница, продвигаясь по столбику, проникает в завязь, сохраняясь в семенах до будущего года. Зараженные семена щуплые, частично они гибнут, а из некоторых вырастают больные растения, внутри их тканей развивается грибница, проникающая в конечном итоге в генеративные органы и вызывающая поражение цветков. Через зараженные части цветков грибница может проникать в стебли и зимовать в их основании, а после отрастания растений развиваться внутри тканей, а достигнув точки роста, вызывать поражение новых цветков. Гриб приносит

большой вред семеноводству клевера. Для борьбы с ним надо сортировать семена, освобождаясь от щуплых, а также протравливать их гранозаном.

Возбудитель цветочной плесени поражает, кроме культурных, также и дикие клевера, от которых возможно заражение культивируемых растений. Поэтому дикорастущие клевера следует скашивать до их цветения.

Весьма вредоносную болезнь лука — шейковую гниль — вызывает гриб *ботритис луковый* (Botrytis allii). Он поражает луковицы, а иногда также цветоносные побеги и соцветия семенников. У луковиц обычно загнивает шейка или донце, а затем и вся луковица. Пораженные ткани покрываются серой плесенью, состоящей из массы мицелия и одноклеточных бесцветных конидий гриба. Позднее на больных луковицах развиваются черные склероции, часто сливающиеся в сплошную черную корочку. Пораженные луковицы гибнут. Лук заражается шейковой гнилью еще в поле. Однако основной вред болезнь приносит во время хранения лука. Источником заражения здоровых луковиц служит главным образом посадочный материал. Это связано с тем, что среди высаживаемых луковиц всегда попадается хотя бы небольшое количество зараженных шейковой гнилью.

Попав непосредственно в почву, возбудитель шейковой гнили там довольно быстро гибнет, так как очень чувствителен к воздействию почвенных микроорганизмов. Этот гриб зимует в зараженных луковицах. Затем уже в поле происходит перезаражение здоровых растений. Гриб сначала развивается за счет отмерших или отмирающих частей растений и, проникая в шейку, не вызывает первоначально ее загнивания. Болезнь начинает проявляться лишь через месяц-полтора после закладки лука на хранение. На уже зараженных еще в поле луковицах болезнь быстро прогрессирует, а от развивающихся на них спор заражаются и здоровые луковицы.

Заражение лука шейковой гнилью в поле скорее всего происходит при высокой влажности почвы, во влажную погоду и на тяжелых суглинистых почвах. Быстрое подсыхание листьев препятствует проникновению гриба в шейку луковицы. Поэтому для борьбы с шейковой гнилью надо применять мероприятия, ускоряющие вызревание лука, проводить просушку лука после уборки до подсыхания листьев, подсохшие листья обрезать. Важно также соблюдать режим хранения. Температура в хранилищах должна быть 0—3° С, влажность — 75—80%.

Грибы из рода ботритис приносят большой вред цветоводству, особенно луковичным растениям. На луковицах и других частях растений тюльпанов паразитирует гриб *ботритис тюльпанный* (B. tulipae), на нарциссах — *ботритис нарциссовый* (B. narcissicola). Особенно опасно загнивание луковиц этих растений во время хранения и транспортировки. Поражаются имп и вегетативные органы. Бобам сильно вредит *ботритис бобовый* (B. fabae), поражающий вегетативные органы этих растений.

Род Вертицилл (Verticillium)

Для грибов рода вертицилл характерны следующие признаки. Конидиеносцы прямостоящие, с перегородками, мутовчато разветвленные; на них расположены фиалиды, часто бутыльчатой формы и на концах заостренные. На фиалидах видны одиночные или скопляющиеся в головки конидии, иногда склеенные слизью, быстро распадающиеся. Форма их разнообразна: шаровидные, яйцевидные, эллипсоидальные, веретеновидные. Они либо бесцветны, либо светло окрашены. Стерильные гифы ползучие, бесцветные или окрашенные. У этих грибов есть хламидоспоры, геммы, склероции, микросклероции и дауэрмицелий. При помощи их грибы переносят неблагоприятные условия и сохраняют способность к дальнейшему самовоспроизведению. В числе видоизменений мицелия вертициллов некоторые авторы называют оидии, или оидиоподобные образования (рис. 233).

Хламидоспоры, геммы, склероции часто встречаются у грибов разных систематических групп; образование же дауэрмицелия и микросклероциев — явление довольно редкое. Дауэрмицелием называют темные толстостенные гифы, с возрастом уплотняющиеся. Дауэрмицелий может снова образовывать стерильные бесцветные или окрашенные гифы, либо конидиеносцы с конидиями. Микросклероции — это мелкие или крупные, иногда удлиненные, плотные ячеистые тела различной формы. Однако форма, плотность, количество и размеры их очень изменчивы и зависят от многих причин. В микросклероциях имеются два типа клеток: толстостенные темные и тонкостенные бесцветные. Функция толстостенных — защита и накопление питательных веществ для тонкостенных, а функция тонкостенных — сохранение вида (выживание его) при неблагоприятных условиях. Вероятно, с этим связано и их цитоплазматическое отличие: толстостенные клетки состоят из различных цитоплазменных включений, вакуолей и не имеют морфологически дифференцированного ядра, а тонкостенные клетки содержат одно или несколько ядер.

В цикле развития грибов рода вертицилла чередуются вегетативный рост мицелия, беспо-

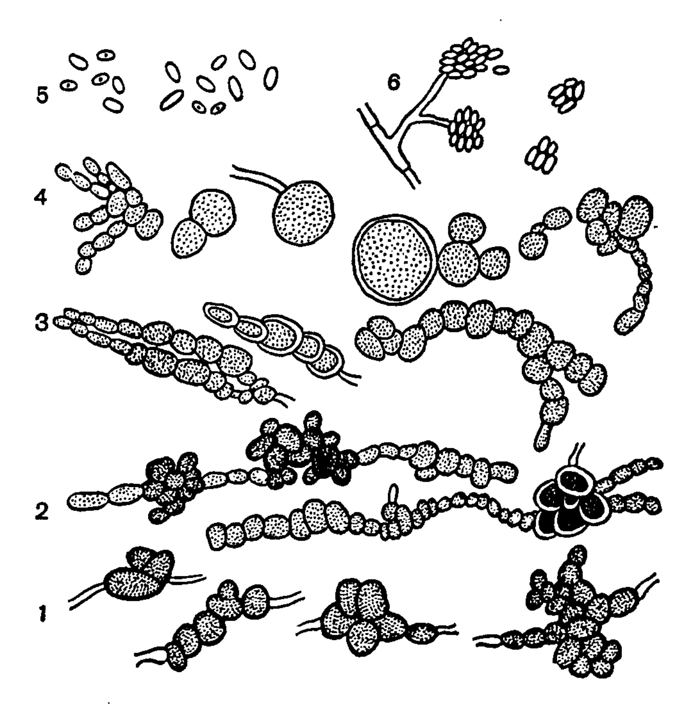


Рис. 233. Типы спороношения грибов из рода вертицилл (Verticillium):

1 — микросклероции; 2 — дауэрмицелий с микросклероциями; 3 — даузрмицелий; 4 — оидиоподобные образования; 5 — фиалоспоры; 6 — конидиеносец и конидии.

лое размножение при помощи конидий и покоящиеся стадии. При наступлении благоприятных условий покоящиеся структуры (геммы, хламидоспоры, склероции, микросклероции) прорастают мицелием, на котором образуются конидиеносцы с конидиями.

Среди грибов рода вертицилл есть паразиты растений и сапрофиты. Большинство из них приурочено к растительным субстратам (живым или гниющим). Поражая здоровые растения, некоторые виды вертициллов вызывают их увядание (вилт) или усыхание. Основной симптом этого заболевания — потеря тургора листьями, появление темной окраски проводящих сосудов и гибель либо всего растения, либо его отдельных частей. Подобное явление может быть вызвано другими грибами, а также бактериями или недостатком влаги, но при вертициллезном поражении из больных тканей всегда выделяются колонии тех или иных вертициллов.

Гниение ягод винограда вызывает V. ampelinum, а желудей во время вегетации и хранения — V. candelabrum.

Несколько видов (до 10) этого рода являются микофильными грибами, т. е. паразитируют на других грибах. Они могут поселяться на сыроежках, свинушках, лисичках, рогатиках, дереворазрушающих грибах, представителях рода болет (Boletus) и других родов. На шляпках грибов появляется беловатый или розоватый войлочный мицелий, и они загнивают или засыхают, становясь непригодными к употреблению. Например, V. psalliotae вызывает гибель шляпочного гриба Rhopalomyces elegans при его промышленном разведении. Даже в споровместилищах слизевиков встречается V. niveo-stratosum. Этот же гриб находили и на гниющих пнях.

Многие вертициллы поселяются на коре деревьев, на сплавной и деловой древесине. Эти грибы обитают в почве, в воде стоячих и проточных водоемов. Гриб V. aphidis известен как паразит тлей.

Экологический спектр некоторых видов достаточно широк: часто грибы одного вида могут быть обнаружены на самых различных субстратах. Например, V. candelabrum найден на древесине гниющего дуба, на засохших листьях различных пород деревьев и в болотной воде, а V. glaucum — на сплавной и гниющей древесине, на коре деревьев, на сене, в почве. Все это свидетельствует о большой пластичности видов этого рода.

Из всего многообразия представителей рода Verticillium наибольшее практическое значение имеют фитопатогенные виды, особенно паразиты, вызывающие увядание растений. Они встречаются как в северных районах нашей страны, так и в южных (Молдавия, Закавказье, Средняя Азия). Эти грибы поражают важнейшие сельскохозяйственные культуры, например хлопчатник, подсолнечник, плодовые, цитрусовые и т. д.

Увядание (вилт) хлопчатника распространено во всех районах хлопкосеяния. Чаще всего первые признаки заболевания появляются в фазе бутонизации, сначала на нижних листьях, как пожелтение отдельных участков листовой пластинки между жилками. Тогда заболевшие листья поникают и опадают. Постепенно увядание охватывает все листья. Растения приостанавливаются в росте, коробочки на них подсыхают и преждевременно раскрываются. Иногда возможно и быстрое увядание растений, когда они погибают без видимых причин заболевания. Как при хроническом течении болезни, так и при молниеносном увядании в зараженных растениях обнаруживают потемнение сосудов (табл. 59).

Побурение и потемнение сосудов проводящей системы больных растений — отличительный признак вертициллезного увядания. В пораженных сосудах обнаруживается мицелий гриба, скопление камеди — гуммиобразного вещества, закупоривающего сосуды. Иногда наблюдается образование тилл (пузыревидных выростов боковых стенок сосудов), сужающих просветы их. Подобное поражение водопрово-

дящей сосудистой системы растения-хозяина позволило первоначально предположить, что причина увядания кроется в закупорке сосудов мицелием гриба, что препятствует продвижению воды и питательных веществ. Впоследствии эта гипотеза уступила место мнению о токсической природе вилта растений. Продуцируемые возбудителем токсины нарушают физиологические процессы в растении, влияя на различные стороны его обмена веществ, что приводит к гибели растения. Относительно природы токсинов существуют различные предположения.

Широко распространено вертициллезное увядание плодовых культур. В пределах СССР на них зарегистрировано 13 паразитных и сапрофитных видов вертицилла. Кроме Verticillium albo-artrum и V. dahliae, паразитами плодовых деревьев являются V. cornicolor, V. ibericum, V. nigrescens и др.

Ареал заболевания охватывает территорию между 30 и 35° северной и южной широты. Оно может встречаться в умеренном (США, юг Канады, Франция, Молдавская ССР), субтропическом (Калифорния, Югославия, Грузинская ССР) и тропическом поясах (некоторые районы Австралии). Наиболее часто болезнь охватывает насаждения косточковых плодовых деревьев (персик, абрикос, миндаль, слива, табл. 63) и значительно реже встречается на семечковых породах (яблоня, груша). Обычно вилт проявляется в середине лета, когда у пораженных деревьев начинают желтеть и опадать листья с плодовых веточек у основания скелетных ветвей. Впоследствии хлороз распространяется на молодой прирост и на всю крону. Внешним признакам вертициллезного усыхания сопутствует некроз древесины. Он заметен не только на поперечных, но и на продольных срезах, в виде прерывистых или сплошных темных широких полос.

Вертициллезным увяданием могут поражаться плодовые деревья в любом возрасте, но наиболее восприимчивы молодые посадки (от двух до пяти лет). Заболевание бывает чаще распространено очагами.

Основной возбудитель увядания растений — V. dahliae — поражает свыше 350 представителей из многих семейств. Наиболее часто этим грибом бывают поражены картофель, томаты, баклажаны, различные тыквенные, астры, львиный зев, дурнишник, сурепка, вьюнок полевой, клен, пальма, шелковица и т. д.

Гриб внедряется в растение чаще через корни, но мицелий обнаруживается в стеблях, черешках, листьях, а у некоторых — в плодах и семенах. Остатки зараженных растений, попадая в почву, становятся источниками накопления, распространения и сохранения инфекции на довольно продолжительное время.

Гриб сохраняется на растительных остатках в виде микросклероциев, обильно образующихся при попадании в почву. Имеются сведения о сохранении гриба в форме микросклероциев на отмерших растительных остатках от 5—6 до 14—15 лет, а в виде спор и мицелия — в течение нескольких дней или недель (не более 3—4 месяцев). На выживание в почве микросклероциев оказывает влияние комплекс условий, создающихся в ней. Ведущую роль при этом играют устанавливающиеся взаимоотношения между сапрофитной и патогенной микофлорой. Жизнедеятельность почвенных микроорганизмов тормозит прорастание инфекционных зачатков (в нашем случае — микросклероциев). Это предохраняет их от преждевременного прорастания и гибели. До тех пор, пока микросклероции находятся в состоянии покоя, они неуязвимы для окружающей микрофлоры.

Состояние покоя (фунгистазиса) может быть преодолено корневыми выделениями растений, стимулирующими жизнедеятельность инфекционных зачатков. Действие корневых выделений малоспецифично, т. е. прорастание микросклероциев может быть вызвано корневыми выделениями многих растений, в том числе и непоражаемых грибом. Как только микросклероции прорастают, мицелий, развивающийся из них, подвергается воздействию почвенной микрофлоры — лизирующих бактерий, грибов-антагонистов и т. д. Они либо убивают разрастающийся мицелий, либо задерживают его развитие. Если прорастание вызвано корневыми выделениями восприимчивого растения, то грибница может «уйти» от губительного действия сапрофитной микрофлоры, внедрившись через корни в растение и вызвать его гибель или угнетение.

В связи с этими особенностями поведения возбудителя вертициллезного увядания в почве наиболее эффективной мерой борьбы с ним является построение правильных севооборотов. В них должно быть предусмотрено возвращение одноименных культур на прежнее место через несколько лет и подобраны непоражаемые предшественники. В частности, хорошее оздоровляющее действие в борьбе с вилтом хлопчатника оказывают хлопково-люцерновые севообороты или введение в севообороты других иммунных, например злаковых, культур с получением двух урожаев в год. В плодовых садах, в междурядьях, также рекомендуется высаживать невосприимчивые растения и ни в коем случае нельзя возделывать пасленовые, подсолнечник и землянику, так как они неустойчивы к возбудителю. Под новые плодовые насаждения следует отводить те участки, где длительное время не возделывали овощные культуры, многие из которых восприимчивы к возбудителю

вилта. Более подробно рекомендации по борьбе с вертициллезным увяданием растений описаны в специальных руководствах.

Несколько видов рода вертицилла известны на корнях сахарной свеклы. При повышенной температуре почвы одни из них вызывают загнивание ткани корнеплодов в почве на глубину 1,5—3,0 *см*. Свое развитие они продолжают и при хранении свеклы в кагатах, где к ним присоединяются другие виды. Их появление хорошо заметно в виде кирпично-красного налета на срезанных головках корней. При хранении свеклы виды вертициллов чаще выступают как сапрофиты, в качестве спутников кагатной гнили, развиваясь на уже загнивших корнеплодах и в симбиозе с другими микроорганизмами.

Род Церкоспорелла (Cercosporella)

К роду церкоспорелла относят гифомицеты, образующие удлиненно-булавовидные или цилиндрические бесцветные конидии с многочисленными поперечными перегородками. Они образуются на простых или слабоветвящихся конидиеносцах, выходящих пучками из устьиц на нижней стороне пораженных грибом листьев растений. Многочисленные виды этого рода паразитируют на листьях растений, вызывая у них образование пятен различной формы, обычно желтоватых или буроватых, окруженных каймой.

Один из наиболее важных видов этого рода — *церкоспорелла герпотрихоидес* (Cercosporella herpotrichoides). Этот гриб вызывает опасное заболевание хлебных злаков — эллипсовидную, или глазковую, пятнистость, прикорневую гниль или ломкость стеблей. Оно широко распространено в ряде стран Европы (Англия, Франция, Голландия, Бельгия, Австрия, ГДР, ФРГ, Польша, Болгария), в Северной Америке и Австралии, преимущественно в более влажных районах. Гриб поражает пшеницу, рожь, ячмень, многие кормовые и дикорастущие злаки. В отдельные годы при сильном развитии болезнь вызывает большие потери урожая (до 30—40%). В нашей стране эта болезнь встречается в некоторых западных районах европейской части и на Северном Кавказе.

Церкоспорелла герпотрихоидес сильнее всего поражает озимую пшеницу. В нижней части пораженных стеблей, на первом, а реже и втором междоузлии, образуются светлые овальные пятна длиной до 1—2 *см*, окруженные темной каймой и особенно хорошо заметные на листовом влагалище (табл. 59). Иногда они опоясывают все основание стебля. На продольных разрезах пораженных стеблей хорошо заметен серый мицелий гриба, заполняющий их полость. Зараженные стебли искривляются и переламываются. В результате этого происходит полегание растений. При сильном поражении растений уменьшаются размер колосьев и масса зерна, часто наблюдается белоколосость.

Паразит зимует на зараженных пожнивных остатках, а также дикорастущих злаках (мятлики, плевел и др.), которые служат источником инфекции весной. В период вегетации заражение растений вызывают конидии, переносимые с больных растений на здоровые воздушными течениями.

Род Пирикулярия (Piricularia)

У представителей рода пирикулярия бесцветные или слегка коричневатые конидии с двумя или большим числом перегородок, образуются на вершине простых или слабо разветвленных конидиеносцев группами (рис. 234). Все представители этого рода паразитируют на цветковых растениях, вызывая у них пятнистость листьев.

Пирикуляриоз риса, вызываемый *пирикулярией рисовой* (Piricularia oryzae),— одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний этой культуры. Впервые оно было описано в Японии в 1704 г., а его возбудитель — в 1896 г. Сейчас пирикуляриоз известен во всех районах возделывания риса.

Заражение растений может происходить в разных фазах развития, но более восприимчивы к пирикуляриозу молодые растения. При заражении растений в ранние фазы развития (до выхода в трубку) развивается листовая форма пирикуляриоза. На листьях появляются светло-серые пятна, при сильном поражении растения засыхают до образования метелок. При заражении растений перед выметыванием метелок гриб поражает преимущественно узлы стебля, а начиная с этой фазы — все части метелок и колосковые чешуи. С нижней стороны пятен развивается конидиальное спороношение гриба. Его грушевидные трехклеточные конидии с придатком образуются на симподиально ветвящихся конидиеносцах. Сначала образуется конидия на вершине конидиеносца, затем рядом — новая точка роста, развивается веточка конидиеносца, а на ней — следующая конидия; этот процесс повторяется до 7—9 раз. Образование последовательных конидий происходит с интервалами около часа.

Наибольший вред приносит пирикуляриоз при его развитии в период колошения и цветения риса, особенно если поражается основание главной оси метелки. Метелки в этом случае часто высыхают до образования зерна или в них образуются щуплые, недоразвитые зерновки. Даже при слабом поражении пирикуляриозом потери

урожая достигают 20—30%, а в периоды эпифитотий они значительно превышают эти цифры.

Возбудитель пирикуляриоза образует фитотоксины — пирикулярин и α-пиколиновую кислоту, вызывающие у растений типичные симптомы заболевания. Устойчивые к пирикуляриозу сорта риса устойчивы и к действию этих токсинов.

Пирикулярия рисовая заражает многие злаковые растения (например, костер, просо, тимофеевку, пырей, ежу, душистый колосок). Однако в пределах этого вида наблюдается дифференциация на биологические расы, различающиеся по патогенности для различных сортов риса. Известны 32 расы этого гриба, соотношение которых в популяциях паразита ежегодно меняется.

Сохранение жизнеспособности паразита в растительных остатках в сильной степени зависит от условий перезимовки. На погруженных в почву остатках он погибает к весне. Если зараженная солома долго находится под снегом или под продолжительными дождями, пирикулярия рисовая также быстро погибает. В сухой соломе ее мицелий сохраняет жизнеспособность в течение 2—4 лет, особенно в узлах стеблей. После дождей или росы на нем появляются конидии, заражающие молодые растения. Инфекция хорошо сохраняется и на семенах. Источником заражения могут служить и дикорастущие злаки, пораженные пирикуляриозом. В некоторых странах резерватором пирикулярии служат сорняки на рисовых полях (США, Бразилия, Индия). В других странах (например, в Японии) перезимовку паразита на живых растениях не наблюдают.

В связи с большими потерями урожая риса от пирикуляриоза во всех странах с развитым рисоводством разрабатываются мероприятия по борьбе с этой болезнью. Получены устойчивые к ней сорта риса, но многие из них после внедрения в производство быстро теряют свою устойчивость вследствие появления новых рас паразита. Для борьбы с пирикуляриозом рис обрабатывают антибиотиками (бластицидином, касугамицином и др.).

Другой вид этого рода — *пирикулярия серая* (P. grisea) — вызывает серую пятнистость проса, чумизы и щетинника. В 1972 г. в культуре этого гриба была получена сумчатая стадия *цератосфера серая* (Ceratosphaera grisea), относящаяся к порядку диапортовых. У пирикулярии рисовой сумчатая стадия неизвестна, хотя некоторые микологи предполагают, что она связана с родом *микосферелла* (Mycosphaerella) из локулоаскомицетов.

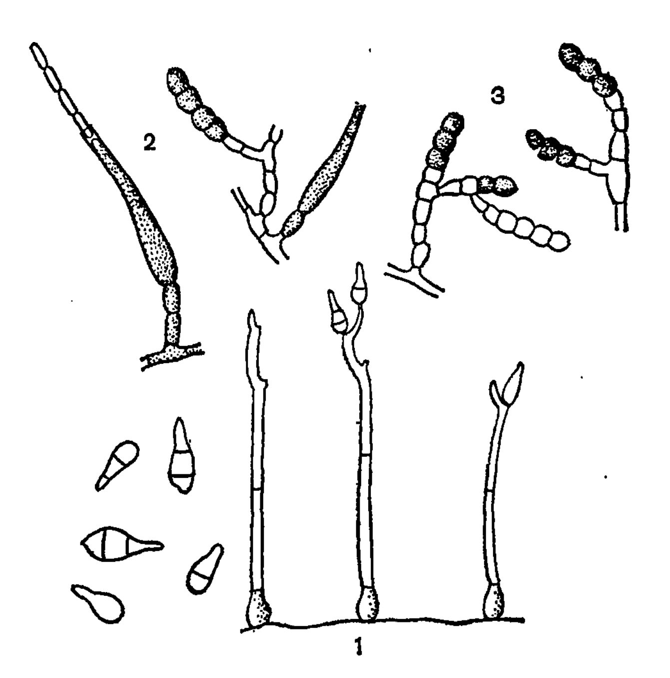


Рис. 234. Гифомицеты:

1 — пирикулярия рисовая (Piricularia oryzae); 2, 3 — тиелавиопсис корневой (Thielaviopsis basicola).

Род Кладоспорий (Cladosporium)

Для грибов рода кладоспорий характерно конидиальное спороношение в виде деревца, ветви которого состоят из спор (рис. 235). Ствол «деревца» образован буроватым или бледно-оливковым конидиеносцем, обычно прямостоячим, септированным, неветвящимся или редко с 1—2 боковыми веточками. «Крона» состоит из коротких разветвленных цепочек конидий, которые создают впечатление боковых ветвей. Наличие таких боковых цепочек спор указывает на то, что вершина конидиеносца продолжала свой рост после образования первых конидий. Непосредственно от конидиеносца отходят длинные цилиндрические конидии. Их называют базальными конидиями или метаконидиями. Метаконидии дают начало более коротким продолговато-эллиптическим или цилиндрическим спорам, которые, в свою очередь, отпочковывают одноклетные конидии яйцевидной, овальной или округлой формы. Таким образом, конидии на одном конидиеносце отличаются по форме и величине. Оболочка конидий бывает гладкой или шиповатой. Молодые конидии всегда гладкие, бесцветные, одноклетные. При их созревании у многих видов оболочка становится шиповатой и появляются поперечные перегородки. Окраска варьирует от бледно-оливковой до бурой. Конидии прорастают через 5—6 *ч* одной или двумя, реже тремя ростковыми трубками. Отдельный конидиеносец несет от 100 до 300 конидий в зависимости от вида гриба. Грибы, паразитирующие на растениях, имеют более крупные конидии, и количество их на

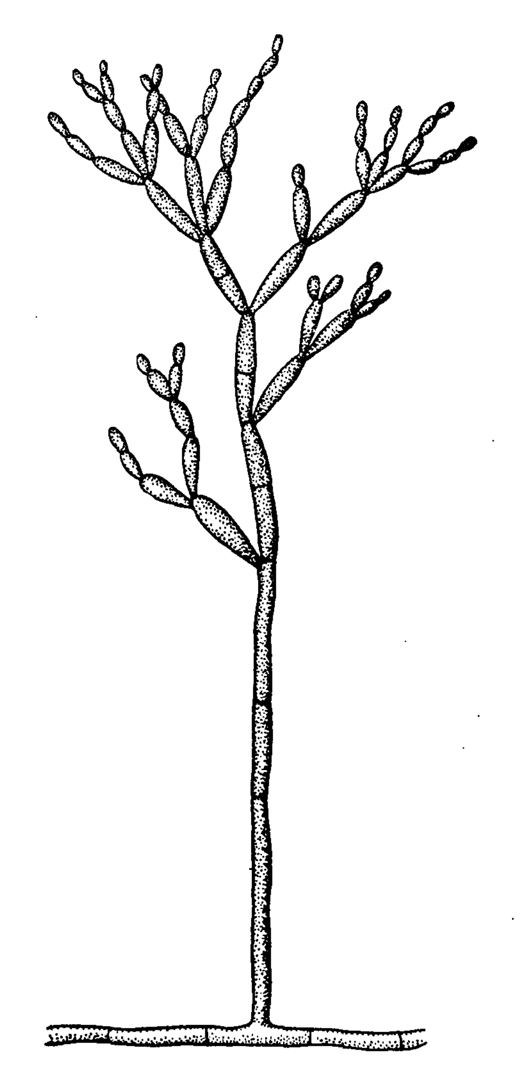


Рис. 235. Кладоспорий (Cladosporium).

конидиеносце значительно меньше, чем у сапрофитных видов.

Сумчатое спороношение обнаружено только у двух видов кладоспория. У них образуются плодовые тела типа перитеция с короткой шейкой (роды микосферелла и аморфотека). Сумки в перитеции содержат по восьми аскоспор.

Мицелий у кладоспория, как и споры, буровато-оливковый. Окраска в значительной мере определяется меланиновыми пигментами, образующимися в клетке в результате ферментативного окисления тирозина или полифенолов. Эти пигменты определяют устойчивость мицелия и спор к облучению. Поэтому грибы темного цвета хорошо развиваются на поверхности растений и других субстратов не только в зоне умеренного климата, но в пустынях и полупустынях.

По широте распространения кладоспорий можно отнести к числу наиболее часто встречающихся родов несовершенных грибов. Его представители обнаружены на самых разнообразных субстратах растительного и животного происхождения как в качестве сапрофитов, так и практически важных паразитов растений. Опасными патогенами растений являются, например, *кладоспорий бурый* (C. fulvum, табл. 61) — *возбудитель бурой пятнистости томатов*; *кладоспорий огуречный* (C. cucumerinum) — возбудитель оливковой плесени огурцов.

Наиболее многочисленны и широко представлены в этом роде сапрофитные виды — оливково-зеленые плесени. Они часто встречаются на отмирающих на корню растениях и на всевозможных растительных остатках, играя в одних случаях положительную роль, в других — отрицательную. *Кладоспорий травяной* (C. herbarum) и другие сапрофитные виды часто развиваются (особенно после влажных сезонов) на зерновках злаков и вызывают почернение зерна, а попав в хранилище,— его порчу. Если злаки зимуют под снегом (например, пшеница, рожь, просо), то мицелий кладоспория проникает в зерно и делает его токсичным для человека и животных. Многие грибы рода появляются сначала на отмирающих растениях, а затем, попав в хранилища, являются причиной порчи сена даже в условиях слабо повышенной влажности.

Кладоспорий заселяет не только отмерший растительный материал. Он весьма обычен на здоровых растениях как постоянный компонент эпифитной микробной флоры зрелых листьев растений. Установлено, что кладоспорий травяной, *кладоспорий крупноспоровый* (C. macrocarpum) и другие встречаются эпифитно на листьях разных злаков, древесных пород, овощных и ягодных культур, на листьях сахарного тростника и многих других растений, находясь там в активном состоянии, вегетируя и размножаясь.

Кладоспорий обитает в почве преимущественно на растительных остатках. Многие его виды обнаружены в торфах и в ризосфере растений. Кладоспорий травяной и другие грибы этого рода изобилуют в лесной подстилке, участвуя в ее разложении.

Споры кладоспория найдены в осадочных породах на глубине 18—1127 *м* в океане, в янтаре и на древесине в третичных отложениях, что свидетельствует о значительной древности этого рода.

В связи с широким распространением видов кладоспория на растениях и в почве большое количество его спор находится в воздухе. Особенно их много летом, в период вегетации растений (бывает более 40% всех обнаруженных

в воздухе грибных спор). А в тропических массах воздуха количество спор достигает 82,3%.

Ввиду наличия большого количества спор кладоспория в воздухе не удивительна частая встречаемость видов этого рода на самых разнообразных субстратах, где эти грибы могут получать хотя бы незначительное количество питательных веществ. Они развиваются на жидком топливе, смазочных материалах, полихлорвиниловых покрытиях промышленных изделий в странах с тропическим климатом, на картинах, бумаге, древесине, на спороношениях некоторых базидиальных и сумчатых грибов. Они хорошо растут при пониженных температурах и часто встречаются на мясных продуктах, сливочном масле, упакованных овощах и фруктах при холодном хранении. При благоприятных условиях кладоспорий быстро размножается, обильно заселяя субстрат, и приносит значительный вред.

Описано около 300 видов кладоспория. Из них наибольший интерес представляют следующие виды.

Кладоспорий бурый (C. fulvum) вызывает распространенную в теплицах болезнь томатов — бурую пятнистость, или к л а д о с п о р и о з. При тепличной культуре томатов бурая пятнистость приводит к значительным потерям урожая. В открытом грунте болезнь менее вредоносна и встречается в местах с влажным климатом. Возбудитель поражает главным образом листья, реже плоды и другие части растения. На пораженных листах появляются желтые с размытыми краями хлоротичные пятна. Этим пятнам с нижней стороны соответствует бархатистый буровато-оливковый налет спороношения гриба. Высокая влажность в теплице способствует развитию болезни. Обычно через 1—1,5 месяца после появления первых пятен все листья растений бывают сильно поражены, и это замедляет образование завязей и рост плодов. Снижение урожая зависит от сроков появления болезни и степени ее развития. Кроме того, сильная заспоренность теплиц может вызывать аллергические заболевания у работающего в теплице персонала. Наиболее действенная мера борьбы с этой болезнью — введение в культуру устойчивых сортов. В настоящее время известно 5 генов устойчивости к возбудителю бурой пятнистости, полученных от диких видов томатов. Сорта, обладающие одним или несколькими такими генами, обеспечивают устойчивость к определенным расам возбудителя, которых известно в настоящее время более 10.

Кладоспорий огуречный (C. cucumerinum) вызывает оливковую или бурую пятнистость огурцов. Больше всего он поражает плоды. На них образуются углубленные язвы неправильной формы, покрытые оливковым налетом спороношения гриба. При раннем заражении плоды искривляются и прекращают рост. На стеблях и черешках листьев пятна углубленные, на листьях — светло-бурые с оливковым налетом. Это заболевание представляет большую опасность при культуре огурцов в закрытом грунте, особенно при пониженной температуре и высокой влажности. Правильный режим в теплицах и выращивание устойчивых сортов позволяют бороться с этой болезнью.

Кладоспорий травяной (C. herbarum) — наиболее часто встречающийся вид, который развивается на самых разнообразных органических субстратах. Растет он плотными бархатистыми дерновинками оливкового, черного или зеленоватого цвета. Гриб разрушает сырье, содержащее целлюлозу и пектин, изменяет окраску бумаги и поверхностных слоев древесины. Это один из главных компонентов микрофлоры при росяной мочке льна.

Кладоспорий смоляной (C. resinae) морфологически несколько отличается от большинства других видов. Окраска его колоний песочного цвета, так как меланиновых пигментов в клетках не образуется. Существует гриб в виде двух разных конидиальных форм (f. avellaneum и f. resinae). Наряду с конидиальным спороношением он в культуре образует перитеции (Amorphotheca resinae). Гриб встречается в почве и является естественным компонентом воздушной флоры. Он отличается способностью легко усваивать углерод из углеводородов, поэтому хорошо растет на керосине, креозоте, дизельных топливах и различных смазках, вызывая разрушение этих веществ, отсюда известен под названием «керосинового» гриба.

Род Тиелавиопсис (Thielaviopsis)

К роду тиелавиопсис относят грибы, образующие в цикле развития две стадии: эндогенные фиалоконидии, обычно цилиндрические, бесцветные, развивающиеся цепочками в фиалидах, имеющих форму лампового стекла, и темноцветные, бочонковидные или цилиндрические хламидоспоры с толстыми стенками, развивающиеся цепочками на концах гиф (рис. 234). Представители этого рода обитают как паразиты или сапрофиты на корнях растений. Некоторые из них образуют сумчатые стадии, относящиеся к порядкам эуроциевых и микроасковых.

Наиболее распространенный вид этого рода — *тиелавиопсис корневой* (Thielaviopsis basicola), вызывающий черную корневую гниль различных растений и встречающийся во всех районах земного шара. Этот вид поражает более 100 видов растений, особенно страдают от него табак, хлопчатник, многие бобовые и другие растения.

Злаки и ряд других растений устойчивы к нему. Строгая специализация у этого вида отсутствует. Изоляты, полученные с табака, могут, например, заражать хлопчатник.

В цикле развития тиелавиопсиса корневого развиваются фиалоспоры и хламидоспоры. Его конидии имеют тонкую стенку и быстро гибнут. Они служат только для размножения гриба в период вегетации. Основным источником инфекции являются хламидоспоры. Они образуются на концах гиф четковидными цепочками по 3—6, имеют темно-бурую окраску и толстую бородавчатую клеточную стенку (рис. 234). Хламидоспоры этого гриба представляют структуры, в процессе эволюции хорошо приспособленные к перенесению неблагоприятных условий и к прорастанию в присутствии растения-хозяина. В лаборатории они быстро прорастают без периода покоя и воздействия низких температур. Однако в почве в отсутствие растения-хозяина они находятся в состоянии покоя под влиянием почвенного ф у н г и с т а з и с а. (Фунгистазис почвы — широко распространенное явление, состоящее, в частности, в подавлении прорастания спор, склероциев и других структур фитопатогенных грибов и связанное с выделениями почвенных микроорганизмов.)

Прорастание хламидоспор происходит лишь под влиянием корневых выделений растений. Однако прорастание хламидоспор тиелавиопсиса корневого стимулируют корневые выделения не только восприимчивых к заражению растений, но и устойчивых, например злаков. Под их воздействием хламидоспоры прорастают и быстро погибают от влияния почвенных антагонистов. Высевая пшеницу или другие злаки, можно таким образом очистить почву от заражения этим грибом.

Предполагают, что этот вид имеет сумчатую стадию *тиелавия корневая* (Thielavia basicola) из порядка эуроциевых. Но сумчатая стадия у этого гриба встречается, по-видимому, очень редко.

Черная корневая гниль табака, вызываемая грибом тиелавиопсисом корневым, распространена во всех районах мирового табаководства. Она поражает растения на всех стадиях развития, но чаще встречается на рассаде. При посеве табака в зараженную хламидоспорами гриба парниковую смесь они прорастают и заражают корни рассады. Пораженные корни сначала буреют, а затем чернеют. Листья больных растений увядают и желтеют, и растения часто гибнут. На пораженных корнях развиваются фиалоспоры и хламидоспоры паразита. При более слабом поражении растений в области корневой шейки образуются новые корешки и рассада внешне выздоравливает. Однако при высадке в поле такие растения могут быть источником инфекции и заразить здоровую рассаду. Кроме того, больные растения значительно отстают в росте и дают меньший урожай, и притом низкого качества.

При развитии черной корневой гнили в поле на корнях пораженных растений образуются темно-бурые пятна и корни отмирают. Сильное развитие болезни часто наступает через 2—3 недели после высадки рассады в поле. Причиной заболевания растений в поле может быть заражение почвы хламидоспорами паразита или высадка больной рассады. В почве хламидоспоры быстро гибнут при ее сильном высушивании и нагревании, однако во влажной почве их жизнеспособность сохраняется более двух лет. Поэтому черная корневая гниль табака в полевых условиях распространена только в тех районах, где не происходит продолжительного высушивания почвы. В парниках хламидоспоры паразита накапливаются в парниковой смеси, сохраняя жизнеспособность в течение нескольких лет. Особенно сильно поражается рассада при загущенном посеве и обильном поливе.

На интенсивность развития заболевания влияют температура и кислотность почвы. Растения поражаются сильнее при температуре 21—23° С, хотя в культуре возбудитель хорошо растет и при более высокой температуре; однако в последнем случае растение-хозяин хорошо развивается и болезнь вызывает меньший ущерб.

Относительно недавно черная корневая гниль начала распространяться на хлопчатнике. Эта болезнь поражает всходы и взрослые растения. При поражении всходов бывает и их массовая гибель. Листья больных растений теряют тургор и увядают, но сохраняя зеленую окраску и не опадая. Корневая шейка утолщается, а на срезе нижней части стебля и корня хорошо видно изменение окраски ткани до малиновой или малиново-бурой. При сильном поражении происходит мацерация коры. У взрослых растений заболевание часто проявляется только к концу августа. Нередко кусты внезапно увядают и засыхают. Растения, пораженные черной корневой гнилью, плохо растут; коробочки на них не образуются, или их количество уменьшается; ухудшается также качество волокна.

Развитию болезни способствует температура почвы 17—24 °С и ее влажность около 60% (А. П. Х и т р о в а). Кроме того, болезнь сильнее проявляется также при слишком раннем посеве хлопчатника.

Род Церкоспора (Cercospora)

Род церкоспора относят к семейству демациевых, хотя у многих его представителей мицелий и споры светлые. Для этого рода харак-

терны бесцветные или окрашенные конидии, цилиндрической, обратнобулавовидной, веретеновидной или червеобразной формы с несколькими поперечными перегородками, вверху обычно утончающиеся. Они образуются на вершине простых, прямых или извилистых конидиеносцев, обычно окрашенных, одиночных или соединенных в коремии или ложа. В роде церкоспора насчитывают до 900 видов. Все представители этого рода — паразиты растений, вызывающие у них пятнистости на листьях, черешках, стеблях и плодах. Настоящие сапрофиты в этом роде неизвестны, хотя некоторые виды его встречаются как вторичные паразиты на растениях, ослабленных другими патогенами.

Листовая пятнистость, вызываемая церкоспорой, может быть слабо выраженным изменением окраски, но чаще это хорошо ограниченные пятна. При массовом развитии пятен листья погибают, а в некоторых случаях листья опадают полностью. Ткань пятен часто засыхает и выпадает из здоровой ткани листа, и листья становятся дырчатыми (рис. 236).

Грибы этого рода поражают многочисленные травянистые и древесные растения, вызывая в некоторых случаях экономически важные заболевания. Наибольшее их развитие происходит в районах с влажным климатом.

Церкоспороз столовой и сахарной свеклы, вызываемый *церкоспорой свекольной* (Cercospora beticola), — одно из наиболее опасных и распространенных заболеваний этих культур. Он известен почти во всех районах свеклосеяния и при массовом развитии вызывает большие потери урожая. Так, по данным Американской ассоциации свекловодов, в некоторых штатах США потери урожая составляют до 7,5 *т* на 1 *га*.

На листьях и черешках пораженных растений, а также на стеблях семенников образуются сероватые или беловатые пятна с буровато-коричневой или красноватой каймой, диаметром до 3—6 *мм* (рис. 236). Во влажную погоду на их нижней стороне развивается сероватый налет, состоящий из неветвящихся, буроватых у основания конидиеносцев с бесцветными, многоклеточными, слегка изогнутыми конидиями (рис. 236). В ткани листа развивается сначала бесцветный мицелий, позднее буреющий и уплотняющийся в строму. Его развитие ограничено только пятном. Клетки каймы пятна обладают повышенной физиологической активностью и служат барьером, препятствующим распространению мицелия гриба в здоровые ткани листа.

Вредоносность заболевания определяется повреждением листовых пластинок и снижением в результате этого их фотосинтетической активности. Кроме того, при отмирании листьев происходит развитие новых листьев, нормальный рост корней задерживается. У больных растений уменьшаются масса корня и содержание в нем сахара, а общие потери в сборе сахара при сильном поражении сахарной свеклы церкоспорозом достигают иногда 50—70%.

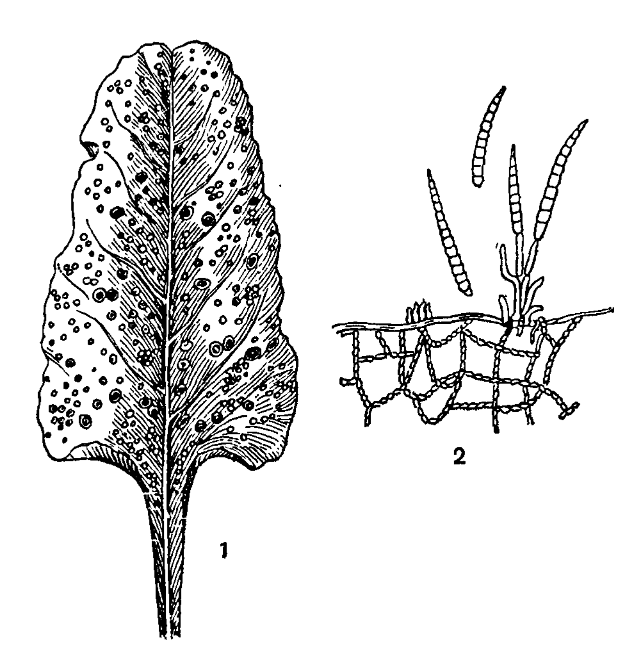


Рис. 236. Церкоспора свекольная (Cercospora beticola): 1 — пораженный лист свеклы; 2 — конидиеносцы с конидиями.

Церкоспора свекольная развивается на различных представителях семейства маревых — на свекле, лебеде, мари и др.

Некоторые микологи считают, что конидии гриба зимуют на растительных остатках. Однако их жизнеспособность сохраняется только на сухих листьях, а на влажных в природных условиях они быстро ее теряют. Конидии церкоспоры свекольной служат, вероятно, только для расселения гриба в период вегетации, а зимуют плотные мицелиальные сплетения в листьях, оставшихся на поверхности почвы. Весной на них образуются конидии, заражающие растения. Кроме того, источником инфекции могут служить сорные растения из семейства маревых.

Уже через 1—3 недели после заражения растений на пятнах развиваются конидии, заражающие новые растения. При повышенной влажности (более 70%) и теплой погоде в течение лета паразит успевает образовать несколько поколений конидий.

Церкоспора свекольная поражает преимущественно уже закончившие развитие старые листья, поэтому заболевание проявляется обычно в июне, нарастая до конца вегетации растений. Основной источник инфекции в период вегетации — нижние старые листья. При силь-

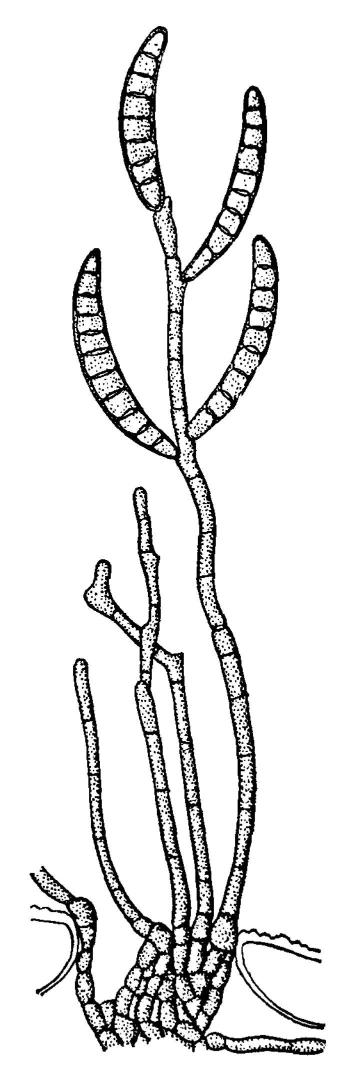


Рис. 237. Гельминтоспорий (Helminthosporium). Конидиеносец с конидиями.

ном поражении растений в конце июля и в августе происходит отмирание листьев, а иногда и полная гибель ботвы. Сильное развитие болезни наблюдается при чередовании длительных влажных и коротких засушливых периодов. В засушливых районах церкоспороз свеклы развивается слабо.

Церкоспороз винограда вызывают четыре вида из рода церкоспора (C. roesleri, C. sessilis, C. vitis и C. vitiphylla), различающиеся по характеру пятен на листьях, форме и размерам конидий. На пораженных листьях образуются оливково-черноватые пятна с бархатистым оливковым или коричневым налетом конидиального спороношения гриба на нижней стороне. При сильном поражении листья желтеют и опадают. Иногда болезнь распространяется на побеги и ягоды. Биология грибов — возбудителей церкоспороза винограда различна в разных районах виноградарства и зависит от климатических условий. В Средней Азии конидии гриба зимуют на листьях винограда, упавших на поверхность почвы, и на его стеблях, а весной вызывают заражение нижних листьев. С повышением температуры болезнь усиливается и переходит на верхние листья. В некоторых районах эта болезнь по вредоносности стоит на втором месте после оидиума (Uncinula necator). В Армении развитие церкоспороза винограда наблюдается лишь в июле, а максимального развития болезнь достигает только к середине сентября, когда урожай уже созрел, поэтому гриб практически не приносит ущерба.

Практическое значение имеют также *церкоспора сельдерея* (Cercospora apii) — возбудитель церкоспороза сельдерея и *церкоспора кофейная* (Cercospora coffeicola), приносящая ущерб плантациям кофе в Латинской Америке, а также другие грибы этого рода.

Род Гельминтоспорий (Helminthosporium)

У грибов рода гельминтоспорий характерна форма конидий (рис. 237, 238). Они темноцветные, прямые или слегка изогнутые, цилиндрические, веретеновидные или обратнобулавовидные, с несколькими поперечными перегородками. Конидии образуются у вершины и по бокам конидиеносцев по типу пороспор.

В этот род объединяют очень разнородную группу грибов, отличающихся по морфологии и образу жизни. Поэтому из комплексного, формального рода гельминтоспорий выделяют несколько самостоятельных родов: дрекслера, биполярис и курвулярия.

У одного из видов — *гельминтоспория турецкого* (Helminthosporium turcicum) — найдена сумчатая стадия типа *трихометасферия* (Trichometasphaeria).

Грибы рода гельминтоспорий, у которых не обнаружена сумчатая стадия и конидии образуются одновременно на вершине и по бокам конидиеносца, сохранили за собой и название рода. Это преимущественно сапрофиты на коре, листьях, сухих ветвях и стеблях древесных и травянистых растений. Многие из них еще мало изучены и не имеют большого практического значения.

Болезни злаков, вызываемые гельминтоспориями, носят общее название гельминтоспориозов, хотя по форме и проявлению они весьма разнообразны. Гельминтоспориоз может выражаться в виде корневой гнили, различного типа пятнистостей листьев, черных узлов на стеблях, сажистых налетах на колосьях в виде черного зародыша семян. Один и тот же вид паразита может вызывать сразу несколько типов забо-

леваний. Например, *гельминтоспорий ячменный* (H. sativum) — возбудитель корневой гнили, пятнистости листьев, сажистого налета на колосьях и «черного зародыша» семян пшеницы, ячменя и других злаков. Часто разные виды паразитов вызывают одинаковый типа заболевания. Например, полосатую пятнистость листьев вызывают *гельминтоспорий злаковый* (H. gramineum) и *гельминтоспорий овсовый* (H. avenae).

Чтобы представить себе серьезный ущерб, который приносят человечеству гельминтоспориозы злаков, достаточно вспомнить страшный голод в 1943 г. в Бенгалии (Индия). Он был вызван гибелью посевов риса в 1942 г. от *гельмиотоспория рисового* (H. oryzae). Один из индийских микологов, направленный на работу в Бенгалию в это время, так описывает свои впечатления. На всем пути через Бенгалию до города Дакка лежали мертвые или голодные и умирающие люди. Голод продолжался несколько месяцев и унес 2 млн. жизней. Эпифитотия гельминтоспориоза в Бенгалии по своей силе и количеству человеческих жертв может сравниться только с картофельным голодом в Ирландии в 1845 г., вызванным эпифитотией фитофтороза (стр. 52).

Такие сильные эпифитотии, приводящие к гибели людей от голода, к счастью, бывают редко. Однако ежегодные потери от гельминтоспориоза зерновых культур, являющихся основными продовольственными культурами мира, все же огромны.

При заболевании злаков корневой гнилью поражаются первичные и вторичные корни, подземное междоузлие и основание стебля. На пораженном органе появляются сначала светло-бурые пятна или полоски, которые постепенно темнеют, сливаются и захватывают значительную часть органа или весь орган. В результате загнивания корней и основания стебля происходит отставание растения в росте, отмирание продуктивных стеблей в фазе цветения или молочной спелости, недоразвитие зерна в колосьях, а иногда и полная потеря зерна (белоколосость).

Для возбудителей корневой гнили характерна широкая специализация, способность поражать большой круг растений-хозяев. Главным возбудителем корневой гнили является *гельминтоспорий ячменный* (H. sativum, табл. 61.).

Гельминтоспорий вызывает заболевание зерна, которое проявляется в виде скрытой инфекции или в виде «черного зародыша» (потемнения зерна). В последнем случае черный налет гриба хорошо заметен на зерне (рис. 238). Больные семена теряют всхожесть. Поражение семян вызывают почти все гельминтоспории, так как сохранение инфекции с семенами — надежный способ сохранения и зимовки возбудителя в природе.

Гельминтоспорий вызывает несколько типов поражения листьев, чаще всего это полосатая, глазковая и сетчатая пятнистости. В пораженных листьях отмирает ткань и листовая пластинка буреет, засыхает и расщепляется. Такой тип поражения характерен для *гельминтоспория злакового* (H. gramineum). У *гельминтоспория виктории* (H. victoriae) полосчатость сопровождается покраснением и обесцвечиванием листа.

При сетчатой пятнистости развиваются продолговатые небольшие бурые пятна, разбросанные по листовой пластинке.

Глазковая пятнистость — это светлые овальные пятна, окаймленные темно-коричневым ободком. Ее вызывают *гельминтоспорий ячменный* (H. sativum) и другие виды. При поражении листьев почти всегда на пятнах развивается темный налет спороношения патогена. Пятна обычно переходят в некроз.

У некоторых гельминтоспориев в развитии листовых симптомов болезни принимают участие токсины, выделяемые патогеном. Образование токсинов пока обнаружено только у шести видов рода. Образуемые гельминтоспориями токсические соединения оказывают влияние или нарушают жизненно важные функции растения, такие, как проницаемость клеточных мембран, механизмы гормонального контроля роста, фиксация CO_2, дыхание, окислительное фосфорилирование, фенольный синтез и другие процессы. Нарушение этих функций ослабляет растение, облегчает грибу захват новых тканей и приводит к появлению характерных симптомов болезни, механизмы этих процессов пока еще детально не изучены. Предполагают, что спе-

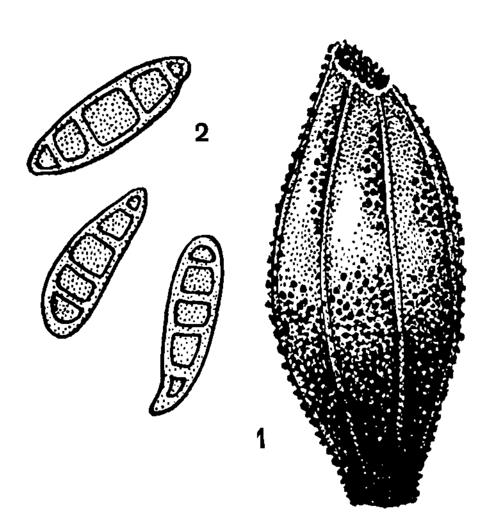


Рис. 238. Гельминтоспорий (Helminthosporium):
1 — пораженная зерновка ячменя; *2* — конидии.

цифические токсины, как викторин (H. victoriae), кохлиоболин (H. oryzae), карботоксин (H. carbonum), являются главным фактором, определяющим развитие заболевания. Эти токсины у гельминтоспориев имеют пептидную природу.

Неспецифические токсины обычно действуют позднее в процессе развития болезни, и, по-видимому, их действие приводит к появлению симптомов болезни. Два неспецифических токсина терпеноидной природы (гельминтоспорал и гельминтоспорол) обнаружены у гельминтоспория ячменного.

Гельминтоспориям свойственна большая изменчивость и быстрое приспособление к новым сортам растений-хозяев. Например, недавно появилась раса «Т» у *гельминтоспория кукурузного* (H. maydis). Этот гриб вызывает широко распространенное заболевание кукурузы — южный гельминтоспориоз. В 1970 г. эта болезнь кукурузы охватила несколько штатов США. В том же году болезнь была обнаружена в Югославии на кукурузе, завезенной из США. Поля кукурузы выглядели обожженными. При высокой температуре и достаточной влажности весь посев погибал за 10—14 дней. Кукурузоводство встало перед серьезной проблемой. Оказалось, новая раса гриба поражала только гибриды с техасской цитоплазменной мужской стерильностью, которые широко введены в культуру в США. «Т»-ген мужской стерильности избавил людей от дорогостоящего ручного труда по удалению мужских соцветий для получения гибридов при скрещивании, но дал растения, восприимчивые к новой расе гриба. Формирование этой расы шло в 1963—1969 гг., т. е. с момента появления в культуре новых гибридов.

Наиболее распространены следующие виды гельминтоспория.

Гельминтоспорий ячменный имеет сумчатую стадию *кохлиоболюс ячменный* (Cochliobolus sativus). Он поражает ячмень, пшеницу, рожь и 83 вида дикорастущих трав. Наибольшей восприимчивостью из них обладают пырей, костер, мятлик, овсяница и некоторые другие. Все эти злаки являются резервуарами патогена в природе. Гриб способен поражать все органы растения-хозяина. Он вызывает корневую гниль, пятнистость листьев, «черный зародыш», сажистые налеты на колосьях, поражает всходы. Сохраняется на растительных остатках и передается с семенами.

Гельминтоспорий злаковый имеет сумчатую стадию *пиренофора злаковая* (Pyrenophora graminea). Этот вид — космополитный. Он вызывает полосатую пятнистость листьев ячменя. Поражает семена и всходы. В цикле его развития наблюдается несколько стадий: конидиеносцы с конидиями — летом, склероции на остатках больных растений — зимой, аскостромы на растительных остатках — весной. Патоген сохраняется в виде склероциев и мицелия (в семенах).

Гельминтоспорий овсовый имеет сумчатую стадию — *пиренофора овсовая* (Pyrenophora avenae). Она вызывает гибель всходов и полосатую пятнистость листьев овса. Инфекция сохраняется на семенах и растительных остатках.

Гельминтоспорий рисовый имеет сумчатую стадию — *кохлиоболюс миябеанус* (Cochliobolus mijabeanus). Гриб вызывает выпадение всходов, глазковую пятнистость листьев и черную точечность колосковых чешуй риса. Инфекция сохраняется с семенами и на растительных остатках. Главная область распространения — страны Юго-Восточной Азии.

Гельминтоспорий турецкий имеет сумчатую стадию, *трихометасферия турецкая* (Trichometasphaeria turcica). Гриб поражает листья, початки и (редко) корневую шейку кукурузы. Вредоносность гриба заключается в том, что он способен вызывать преждевременное засыхание листьев кукурузы в период формирования початков. Инфекция сохраняется в семенах и на растительных остатках. Заболевание описано во всех странах, где возделывают кукурузу.

Род Альтернария (Alternaria)

У грибов этого рода многоклеточные темноокрашенные конидии с поперечными и продольными перегородками. Форма конидий разнообразна и представляет собой вариации формы яйцевидного типа. Верхний конец конидии вытянут в короткий или длинный «носик». У многих альтернарий конидии образуют легко распадающиеся цепочки (рис. 239). Однако среди альтернарий есть представители с одиночно сидящими конидиями, у которых «носик» обычно вытянут в длинную нить. Конидиеносцы всегда темноокрашенные, простые или у вершины ступенчато-изогнутые.

Замедленная киносъемка процесса образования цепочки конидий у альтернарии дала возможность отметить несколько интересных моментов, происходящих при формировании конидии. Обычно молодая конидия появляется на вершине конидиеносца или предыдущей конидии в виде сферического образования. Через 10 *мин* после появления она начинает вытягиваться и увеличивать свой объем. Приблизительно через 2,5 *ч* конидия достигает окончательного объема. Новая конидия появляется на ее вершине только после образования первой поперечной перегородки. Каждый раз перед образованием новой конидии наблюдается резкое уменьшение объема уже имеющихся в цепочке спор. Уменьшение объема идет от нижней

споры к верхней. После образования конидии объем медленно нарастает и опять резко падает перед формированием следующей конидии в цепочке. Такие колебания объема указывают на то, что в цепочке конидий происходит как бы «отсасывание» цитоплазмы к вершине цепочки в момент формирования молодой конидии.

В связи с тем что многие виды альтернарий вызывают заболевания важных сельскохозяйственных культур, потребовалось тщательное изучение окружающих условий, влияющих на спороношение гриба. Оказалось, у *альтернарии пасленовой* (A. solani) для образования на мицелии конидиеносцев и формирования конидий нужны разные условия. Влажность и свет являются главными факторами, способствующими появлению конидиеносцев. Для того чтобы на конидиеносцах стали образовываться конидии, нужны пониженная температура и темнота. Следовательно, влияние погодных условий может ускорить или замедлить переход гриба из одной фазы развития в другую и ускорить или замедлить жизненный цикл патогена, т. е. повлиять на развитие болезни, вызванной альтернарией. Человек, зная все фазы развития патогенного гриба и условия, способствующие прохождению этих фаз, может, воздействуя в определенный период на гриб, повлиять на ход развития болезни. Знание всех фаз развития гриба позволяет также предсказывать степень развития болезни в разных климатических условиях и бороться с ней. Развитие эпифитотии зависит от продолжительности сменяющих друг друга периодов.

Альтернарии широко представлены в природе. Многие из них — сапрофиты и развиваются на любых органических субстратах. Резервуаром альтернарий являются отмирающие растения и растительные остатки, с которых гриб попадает в почву. Наряду с другими грибами альтернария принимает участие в разложении и минерализации растительных остатков. Этому способствует огромный комплекс ферментов, обнаруженный у сапрофитных альтернарий.

Сапрофитные виды альтернарий, обладающие высокоактивной полигалактуроназой, вызывают размягчение огурцов при посоле, разлагают глюкозид рутин, который содержится в кожуре плодов яблок, листьях чая, табака и других растений, придавая им желто-оранжевую окраску.

Богатый ферментный аппарат гриба обеспечивает широкую амплитуду приспособленности и способность существовать в достаточно разнообразных условиях. Этому также благоприятствует легкое распространение спор ветром. Споры альтернарии, иногда даже соединенные в цепочки, обнаруживают в воздушных массах везде, где есть растения.

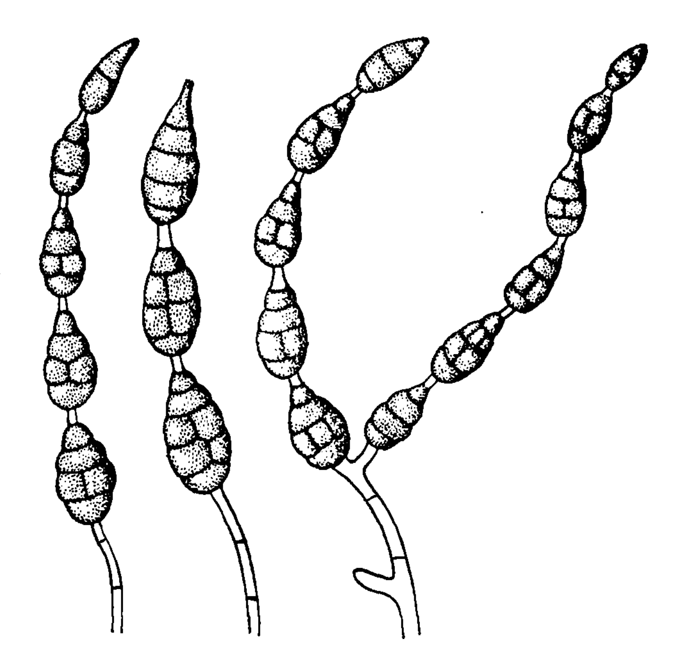


Рис. 239. Альтернария (Alternaria). Конидиеносец с конидиями.

Некоторые сапрофитные виды, например *альтернария тонкая* (A. tenuis), *альтернария тончайшая* (A. tenuissima), *альтернария кочаннокапустная* (A. oleracea), при сильном ослаблении растений могут проявлять паразитические свойства. Они поселяются на старых листьях, а с них переходят на стебель и молодые листья. Это наблюдают особенно часто в случаях поражения растения каким-нибудь другим грибом: альтернария проявляется тогда уже в качестве вторичного паразита.

Интересно отметить, что эти же сапрофитные виды альтернарий обычно встречаются на листьях здоровых растений в качестве эпифитов. Там они развиты слабо, так как располагают ограниченным количеством питательных веществ, присутствующих на листовой поверхности, и подавляются специфическими веществами, выделяемыми растением. Можно полагать, что при ослаблении растения они получают шанс для более интенсивного развития. Пока это свойство эпифитных микроорганизмов недостаточно изучено, но полезные свойства эпифитной микофлоры уже отмечены. Эпифитные организмы способны подавлять развитие патогенов, попадающих на листья. Это установлено на примере альтернарий.

Эпифит *альтернария тончайшая* (A. tenuissima) подавляет развитие возбудителя болезни циннии — *альтернарии цинниевой* (A. zinniae). Здесь происходит не только прямое подавление прорастания спор патогена под влиянием выделений эпифита, но, одновременно с этим, эпифит

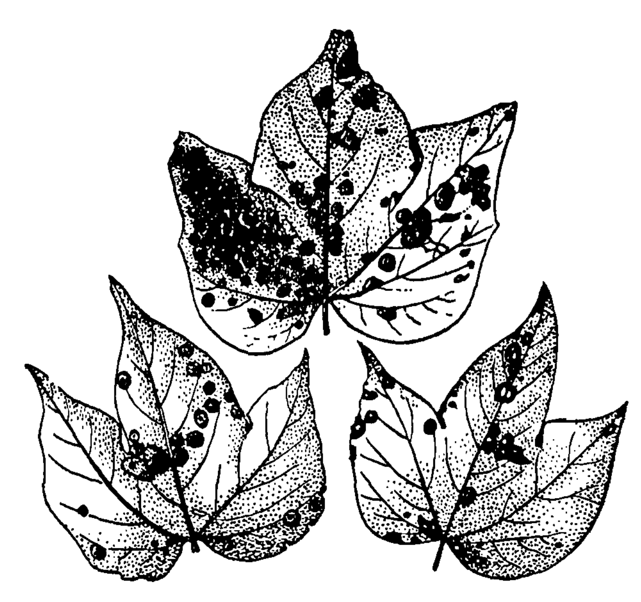


Рис. 240. Альтернариоз хлопчатника.

стимулирует выделение ингибирующих веществ самого растения.

Альтернарии всегда присутствуют на семенах растений. При сильном развитии гриба семя теряет всхожесть. Во многих случаях присутствие гриба не сказывается на дальнейшем развитии растения. Однако грибы некоторых видов альтернарий сохраняют и передают инфекцию с семенами, например *альтернарии капустная* (A. brassicae, табл. 61), *морковная* (A. dauci), *гвоздичная* (A. dianthicola), *цинниевая* (A. zinniae) и др. В этих случаях гриб поражает проростки либо инфекция сохраняется на корневой шейке и обнаруживает себя в момент цветения или плодоношения, когда устойчивость растения снижается. Если условия для развития растений неблагоприятны, то инфекция проявляется раньше стадии зрелости растения. Возбудитель пятнистости хлопчатника (рис. 240), цитрусовых и многих других культур — *альтернария тонкая* (A. tenuis) — образует тентоксин. При вымачивании семян хлопчатника и других растений в тентоксине наблюдается сильный хлороз проростков как результат ингибирования токсином процесса образования хлорофилла.

В связи с поисками биологических методов борьбы с болезнями растений представляет интерес *альтернария повиликовая* (A. cuscutocidae). Она вызывает побурение и гибель стеблей повилики, распространенного паразита многих культурных растений. Из-за тесного контакта повилики с растением-хозяином трудно применять химические методы борьбы. Опрыскивание люцерновой повилики спорами альтернарии в Киргизии дало положительные результаты.

В настоящее время известно более 100 видов альтернарий, из них только около 25 наиболее широко распространены и имеют практическое значение.

Альтернария пасленовая (A. solani, табл. 61) поражает картофель и томаты. Болезнь возникает в период бутонизации и приводит к преждевременной гибели ботвы. На листьях появляются концентрические сухие пятна со спороношением гриба. Гриб поражает плоды и клубни, на которых образуются сухие темные пятна. Споры, крупные, с длинным «носиком», сидят на конидиеносцах одиночно. Гриб зимует в пораженной ботве, встречается в почве.

Альтернария капустная наносит наибольший вред семенной капусте. На стручках и листьях образуются пурпурные, позднее темнеющие пятна, на которых появляется спороношение гриба. Конидии одиночные или в коротких цепочках. Семена капусты гибнут или дают низкую всхожесть. Семенная инфекция служит источником заражения почвы и причиной гибели проростков.

Род Стемфилий (Stemphylium)

Этот род близок к роду альтернария как по образу жизни его представителей, так и морфологически (у его представителей тоже многоклеточные темноокрашенные конидии). Однако конидии здесь никогда не образуют цепочек и не имеют «носика»— вытянутой верхушечной клетки. Самыми характерными чертами этого рода являются строение и способ пролиферации конидиеносцев. Клетка конидиеносца, несущая конидию, вздута у вершины. После образования первой конидии через вершину вздутия конидиеносец продолжает расти, отодвигая первую конидию в сторону. После некоторого роста вершина конидиеносца снова вздувается, образуется следующая конидия, отодвигаемая в сторону новым выростом конидиеносца, и т. д. Обычно происходит три и более пролифераций, и на конидиеносце кистевидно располагаются 3—5 конидий (рис. 241).

Молодые конидии стемфилия округлые, яйцевидные или обратнояйцевидные (зрелые сохраняют эту форму или становятся широкоэллиптическими либо несколько удлиненными). Оболочка конидий гладкая или шиповатая. Место прикрепления конидии бывает окружено зоной усиленной пигментации. Размеры конидий достигают нескольких десятков микрон.

Сумчатая стадия известна у шести видов рода и относится к роду *плеоспора* (Pleospora).

Стемфилий — космополит и встречается на растительных остатках, семенах различных растений, бумаге, на зрелых плодах при транспортировке и хранении. В подавляющем боль-

шинстве это сапрофиты, но некоторые виды можно назвать **факультативными паразитами**. Они вызывают пятнистость на листьях и стеблях растений, являются причиной гибели семян.

Цикл развития таких слабых паразитов в общих чертах следующий. В течение долгого времени гриб может быть сапрофитом на отмерших растительных остатках, откуда он попадает в почву и на листья растений. При попадании спор или мицелия гриба на ослабленные растения происходит заражение самых нижних и старых листьев. На листьях появляются пятна, которые постепенно распространяются на более молодые части растения.

Особенно легко заражаются цветущие и плодоносящие растения, устойчивость которых значительно снижена.

Распространение паразита по растению заканчивается заражением плодов и семян. На семенах гриб может оставаться живым в течение нескольких лет. В зависимости от степени поражения семени оно теряет всхожесть или дает проросток, на котором сохраняется инфекция. Сохраняющаяся на корневой шейке инфекция проявляет себя на старых листьях в момент цветения или плодоношения растения. Инфекция может проявить себя раньше, если растение ослаблено какими-нибудь неблагоприятными факторами. Такими факторами могут быть погодные условия, повреждение растения или заражение его другими патогенными организмами. Например, стемфилий часто встречается на луке, зараженном пероноспорой. Но это не значит, что стемфилий не может заразить лук без пероноспоры. Если растения лука были ослаблены неблагоприятными погодными условиями, то на них происходит массовое развитие гриба. Наиболее распространены 2 вида стемфилия.

Стемфилий обильнокистевой (S. botryosum) встречается на растительных остатках и семенах многих растений, хорошо растет на бумаге и соломе льна, делая солому ломкой. Этот гриб образует гниль на зрелых плодах томатов и яблоках. Обнаружен на 64 видах растений в качестве слабого паразита. Чаще других растений поражает салат, лук и люцерну (особенно в условиях повышенной влажности). Гифы гриба проникают внутрь листьев через устьица растения, и уже через 120 *ч* на листьях появляются споры гриба. Конидиеносцы имеют от 1 до 4 последовательных вздутий. Конидии округло-квадратные, яйцевидные, обычно шиповатые, суженные у центральной поперечной перегородки. Сумчатая стадия гриба — *плеоспора травяная* (P. herbarum) — встречается на растительных остатках после перезимовки и в культуре гриба в лаборатории при пониженной температуре. Сумки имеют двойную оболочку и содержат по восемь аскоспор такого же типа, как и конидии гриба, но цилиндрической или булавовидной формы.

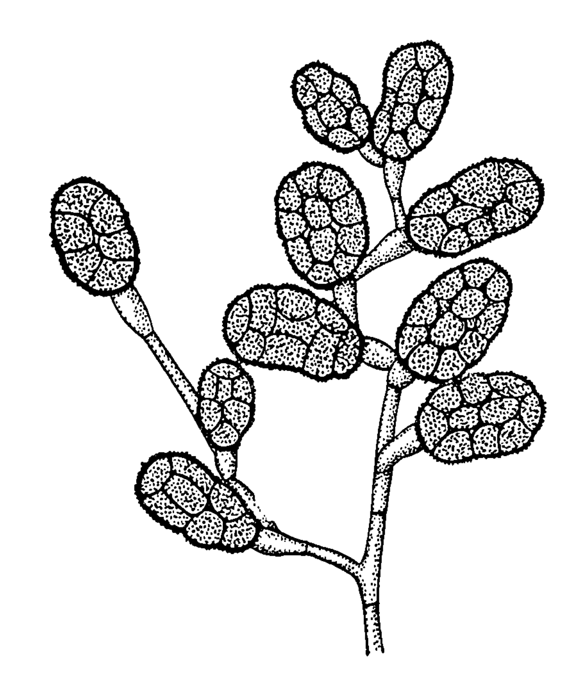


Рис. 241. Стемфилий (Stemphylium). Конидиеносец с конидиями.

Стемфилий сарциноовразный (S. sarciniforme), в отличие от предыдущего вида, встречается на более ограниченном круге растений-хозяев, принадлежащих преимущественно к семейству бобовых. Гриб вызывает пятнистость листьев красного и белого клевера, внедряется в клетки растения через эпидермальные клетки.

Сумчатая стадия стемфилия сарцинообразного не найдена. Конидии более округлой формы, чем у стемфилия обильнокистевого, с гладкой оболочкой и без сужения у поперечной перегородки.

Род Фузариум (Fusarium)

У многих видов этого рода имеются только конидиальные спороношения и отсутствует половая стадия. (У других известны половые совершенные стадии.)

Конидиальное спороношение у фузариумов чрезвычайно разнообразно по морфологии (табл. 60) и способу образования конидий. Грибы этого рода имеют два типа конидий — макро- и микроконидии.

Макроконидии образуются в воздушном мицелии на простых или ветвящихся конидиеносцах (рис. 242), или представляют собой скопления массы конидиеносцев в виде спородохиев, или

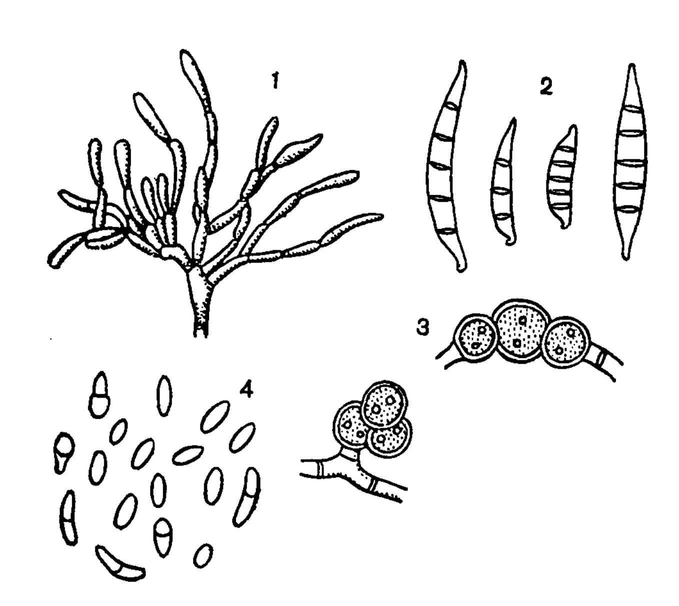


Рис. 242. Спороношение фузариума (Fusarium):

1 — формирование конидий; 2 — макроконидии; 3 — хламидоспоры; 4 — микроконидии.

образуют п и о н о т ы. Макроконидии большей частью с 3—5 перегородками, реже с 6—9, веретеновидные, веретеновидно-серповидные, серповидные, реже ланцетовидные. У основания конидий имеется четко или слабовыраженная ножка, или конидии лишены ее. Верхняя клетка макроконидий имеет характерную форму: она удлиненная или заостренная, может быть тупая или клювовидная и другой формы. В массе макроконидии светлоокрашенные (белоохряные, охряно-розовые, оранжевые, синие, сине-зеленые).

Микроконидии образуются обычно в воздушном мицелии на простых или сложных конидиеносцах, в цепочках или собраны в головки, а также часто в виде скоплений между гифами мицелия. Конидии одноклетные, реже с одной и еще реже с 2—3 перегородками, обычно овальные, яйцевидные, эллипсовидные, реже шаровидные, грушевидные и веретеновидные.

Мицелий у этих грибов чаще белый, белорозовый, розово-сиреневый или бурый.

Кроме того, у отдельных видов рода фузариум в мицелии (а иногда в конидиях) образуются хламидоспоры — одноклетные части гиф, обособляющиеся от остальных клеток толстой оболочкой. Последние обычно бесцветные, реже окрашены в охряно-коричневые тона. Могут быть единичные или собраны в узлы, иногда в виде цепочек (рис. 242).

В некоторых случаях у этих грибов образуются склероции — тесное скопление гиф роговидной консистенции беловатого, желтоватого, коричневого или синего цвета. Это покоящаяся стадия. Развиваются они чаще всего в тканях субстрата или в почве и служат у этих грибов, как и хламидоспоры, для перезимовки и перенесения неблагоприятных условий, способствуя тем самым сохранению вида.

Грибы рода фузариум широко распространены в природе. Виды этого рода, как и другие микроскопические грибы, участвуют в общем круговороте веществ в природе. Обладая большим разнообразием ферментов, они способны разрушать органические соединения. Отдельные виды рода фузариум обладают свойством синтезировать различные биологически активные вещества (например, витамины, антибиотики и токсины). Грибы этого рода развиваются преимущественно в почве, однако могут существовать на различных растительных и животных субстратах в воде и других местах обитания.

Фузариум сохраняется в почве, на растительных остатках, а частично и в самих растениях в виде мицелия, хламидоспор, а в случае наличия сумчатой стадии — в виде перитециев. Конидии этого гриба могут переноситься водой, насекомыми, орудиями производства и воздушными течениями. Лучшее развитие грибов из рода фузариум, как и многих других, происходит при повышенной влажности воздуха и почвы. Немаловажным фактором для их существования является также тепло. Сочетание необходимой температуры и влажности обусловливает массовое развитие этих грибов.

Род фузариум в целом представляет обширную биологически неоднородную группу грибов. Среди них есть и достаточно выраженные паразиты растений, и группы полупаразитов, способных поражать только ослабленные организмы, и, наконец, сапрофиты, живущие на растительных остатках, в почве и на отмерших частях растений. Известны фузариумы, паразитирующие на насекомых, а также вызывающие микозы и токсикозы человека и теплокровных животных.

Большинство грибов этого рода — фитотрофы (возбудители заболеваний растений). Фузариумы одного вида могут поражать растения из самых разнообразных семейств, вызывая у них различные патологические явления — гниль корней, семян, плодов, а также общее угнетение и преждевременное увядание. Тип проявления болезни зависит, с одной стороны, от видовой принадлежности патогенов, а с другой, от экологических условий, в которых они развивались. К наиболее распространенным фузариозным заболеваниям относятся гниль корней и трахеомикозное сосудистое увядание растений.

Разнообразная гниль корней сильнее всего проявляется в фазу всходов, но может также развиваться в течение всей вегетации растений.

У пораженных всходов происходит побурение и загнивание корней, а также утончение прикорневой части стебля. Часто болезнь поражает и семядоли, на них образуются вдавленные красно-бурые пятна, которые (при повышенной влажности) покрываются белым или бело-розовым налетом гриба. Подобную картину можно наблюдать при поражении всходов люпина, сои, фасоли и других бобовых культур. Часто гибель всходов происходит еще до выхода их на поверхность. При заражении растений в более поздние фазы наблюдается отставание растений в росте и развитии. У злаков, кроме загнивания корней, часто происходит отмирание стеблей или наблюдается пустоколосость. Кроме того, пораженные корневой гнилью растения, как правило, легко выдергиваются из почвы. Заболевание встречается повсеместно, но наиболее интенсивно развивается на участках с тяжелыми почвами, а также в местах с избыточным увлажнением.

Наиболее распространенными возбудителями корневой гнили многих культур (например, гороха, фасоли, огурцов, дыни, арбузов, томатов) являются такие виды, как F. avenaceum, F. solani, F. culmorum, F. gibbosum, F. semitectum, F. javanicum, F. heterosporum и др. Один из основных возбудителей корневой гнили злаков — гриб F. graminearum. В северных районах возделывания хлебных злаков широко распространено заболевание под названием «снежная плесень», вызываемое грибом F. nivale (табл. 60). Болезнь приводит к выпреванию хлебов. В ряде случаев заболевание корней носит комплексный характер, т. е. наряду с фузариозной имеется бактериальная и вирусная инфекция.

Трахеомикозное увядание растений проявляется в период всходов, но чаще болезнь поражает растения на более поздних фазах их развития. Заболевание встречается преимущественно в районах с сухим и жарким летом. Наиболее характерно для этой болезни у большинства культур — поникание верхушки растений, потеря тургора листьев, их пожелтение, увядание и полное усыхание. Увядание часто проявляется очагами. При поражении растений до цветения они задерживаются в росте и развитии, при этом болезнь может развиваться сравнительно медленно (хроническая форма). На более поздних фазах при повышенной температуре и недостатке влаги она может протекать более интенсивно и гибель растений наступает очень быстро (в течение 6—7 дней).

Гибель растений, пораженных трахеомикозным увяданием, происходит преимущественно за счет токсинов, а также вследствие закупорки проводящих сосудов гифами гриба. На поперечном срезе пораженного стебля наблюдается побурение сосудистой системы. Гриб способен распространяться по сосудам вверх. Больные растения легко выдергиваются из почвы, но основной корень остается, как правило, внешне здоровым, тогда как мелкие корешки буреют и загнивают.

Пораженные трахеомикозным увяданием растения обычно не образуют плодов и зерновок либо имеют недоразвитые плоды и зерновки со щуплыми семенами.

Заболевание чрезвычайно широко распространено и поражает самые разнообразные культуры (пшеница, рожь, рис, бобы, горох, соя, люцерна, дыня, арбуз). Его также считают одним из вредоноснейших заболеваний льна и хлопчатника. У последнего при поражении, кроме симптомов, описанных выше, на листьях образуются желтые жилки, а участки тканей между ними остаются зелеными, отчего лист становится сетчатым. Фузариозное увядание картофеля также довольно распространенное заболевание на юге и юго-востоке нашей страны.

В закрытом грунте от этого заболевания часто погибает рассада капусты и томатов. В теплицах и парниках известны также трахеомикозные заболевания многих цветочных растений (астр, гвоздики, левкоев, цикламенов и др.). В питомниках от фузариозного увядания погибают сеянцы хвойных пород.

Возбудитель трахеомикозного увядания — гриб F. oxysporum и его многочисленные формы.

Болезни плодов и семян, вызываемые фузариумом, причиняют большой вред. У большинства культур заражение происходит в тот период, когда растения находятся еще на корню, и чаще всего в районах с влажной второй половиной лета или в годы с повышенным количеством осадков в тот же период. В основном это бывает у зерновых и бобовых культур. Например, при поражении злаков грибом Fusarium graminearum колоски приобретают беловатую окраску и на них развиваются розовые или оранжевые подушечки, состоящие из спороношения гриба. Через некоторое время на пораженных колосках появляются темные скопления плодовых тел (перитециев), представляющих собой сумчатую стадию возбудителя — Gibberella zeae. Подобную картину можно наблюдать и при поражении зерновок риса F. moniliforme с сумчатой стадией G. fujikuroi. Пораженное зерно становится щуплым, теряет всхожесть, приобретает ядовитые свойства, его нельзя употреблять в пищу.

Заражение семян бобовых культур также чаще происходит в полевых условиях в момент созревания плодов, которые являются благоприятным субстратом для развития патогена. На створках бобов появляется белый, бело-розовый налет гриба. При повышенной влаж-

Рис. 243. Поражение семян люпина фузариумом.

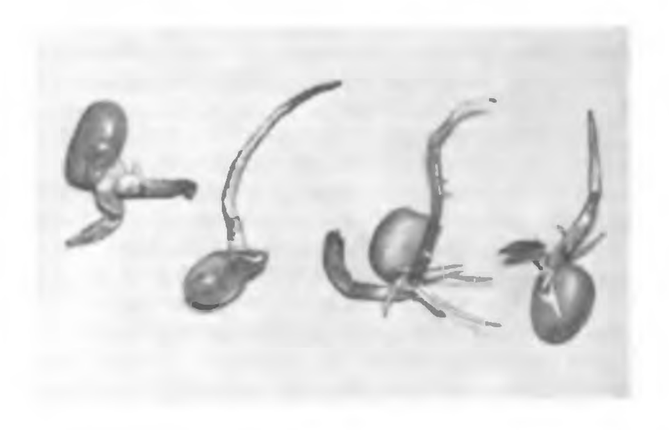


Рис. 244. Поражение проростка кормовых бобов.

ности его мицелий проникает внутрь бобов, поражая семена. Последние становятся щуплыми, теряют всхожесть или дают больные проростки (рис. 243, 244). Такие семена служат источником инфекции и приводят к гибели всходы и взрослые растения.

Развитие фузариозов у естественно зараженных семян может продолжаться при хранении в условиях повышенной влажности, причем здесь происходит и перезаражение. Поражение семян вызывают все грибы рода фузариум. Особенно часто на бобовых встречаются виды F. avenaceum, F. solani, F. culmorum, F. oxysporum. F. sporotrichiella встречается на семенах бобовых культур довольно редко, но он заслуживает особого внимания, так как этот патоген может оказывать токсическое действие на организм человека и животных.

Некоторые грибы рода фузариум поражают коробочки плодов. Подобное явление наблюдают на льне, хлопчатнике, кенафе и конопле. Семена льна становятся ядовитыми, и из них получается так называемое «пьяное масло», а при поражении коробочек хлопчатника и других технических культур происходит загнивание как семян, так и содержащегося в коробочках волокна. Это приводит к снижению качества и количества урожая.

Часто наблюдается поражение семян, плодов и корнеплодов грибами этого рода в условиях хранения. К широко распространенным заболеваниям, развивающимся во время хранения, относятся кагатная гниль свеклы и сухая гниль картофеля. Кагатная гниль проявляется в отмирании и разложении тканей корня, которые теряют сахар и становятся совершенно непригодными для производства. Возбудитель заболевания — гриб F. culmorum. Сухая гниль картофеля характеризуется образованием на клубнях бурых пятен, слегка вдавленных позднее, на поверхности которых образуются выпуклые подушечки белого или кремового цвета, состоящие из грибницы и большого количества спор гриба. Чаще всего возбудителями бывают F. solani, F. solani var. coeruleum и F. avenaceum.

Интоксикация сельскохозяйственных продуктов, вызванная фузариумом, может стать причиной отравления людей и животных. Заболевание людей, связанное с употреблением в пищу зерна с токсическими свойствами, называют «пьяным хлебом». Отравление людей сопровождается головными болями, головокружением, общей слабостью и расстройством желудка. Причина заболевания — гриб F. graminearum и некоторые близкие к нему виды (например, F. avenaceum и F. nivale). Они развиваются на хлебных злаках еще в поле. Заражение озимых происходит от инфекции, находящейся в почве в мицелии или на остатках растений в виде мицелия, конидий или сумкоспор в перитециях. Токсические свойства приобретают семена всех хлебных и кормовых злаков. Симптомы отравления часто наблюдаются и у многих домашних животных при поедании ими токсичного зерна или корма.

Заболевание людей алиментарно-токсической алейкией также связано с употреблением в пищу перезимовавшего в поле зерна, пораженного грибом F. sporotrichiella var. sporotrichioides. После перезимовки токсичными свойствами обладают все хлебные злаки, но особенно просо. У людей, работающих с таким зерном, наблюдается раздражение слизистой оболочки носовой полости и верхних дыхательных путей.

Часто это заболевание сопровождается кровотечением из носа, чиханием и кашлем. Скармливание такого зерна лошадям, крупному рогатому скоту приводит к их отравлению и даже к гибели.

Известны также фузариумы, паразитирующие на грибах. Например, F. sporotrichiella успешно развивается на ржавчинных и головневых грибах.

Фузариум может быть возбудителем кожных заболеваний на человеке, вызывая всевозможные виды дерматитов.

Известны представители рода фузариум как грибы, поселяющиеся на книгах и вызывающие их порчу. Некоторые из фузариумов развиваются и на кожаных изделиях. Кроме того, среди многочисленных микроорганизмов, вызывающих загрязнение воды, встречается также фузариум.

Микоризные грибы играют положительную роль в питании высших растений. Наряду с широко распространенным представлением о фузариумах как о факультативных паразитах, высказывается мнение об их фитосимбиотрофной природе и принадлежности к микоризным грибам. Некоторые виды рода фузариум развиваются в корневой зоне растений или на их корнях и не всегда обладают паразитическими свойствами. Эти грибы накапливаются в почве при длительном выращивании растений и используют в качестве питания не только органические вещества почвы, но и корневые выделения растений. Находясь в тесном контакте с клетками корня, фузариум усваивает их питательные вещества и в то же время предоставляет растению соединения, необходимые для его развития. Таким образом, тот фузариум, который развивается в тканях корней определенных растений и не вызывает губительного действия на рост и развитие последних, может быть отнесен к микоризным или фитосимбионтным грибам. Например, грибы F. sambucinum и F. heterosporum, развивающиеся на корнях пшеницы, оказывают положительное влияние на рост и развитие последней и особенно на ее корневую систему. Многие представители рода фузариум являются лишь спутниками возбудителей болезней. Так из многочисленных видов грибов этого рода, участвующих в поражении свеклы кагатной гнилью, не все являются патогенными.

Грибы рода фузариум могут продуцировать биологически активные вещества, которые применяют в сельском хозяйстве. Например, свойство гриба F. moniliforme оказывать стимулирующее действие на рост растений было использовано для получения стимулятора роста — гиббереллина (стр. 162).

Грибы рода Fusarium часто образуют антибиотики.

ВОДНЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ

Водные гифомицеты являются составной частью экологической группы водных грибов, куда, помимо представителей несовершенных грибов, входят также представители классов хитридиомицетов (Chytridiomycetes), оомицетов (Oomycetes), сумчатых (Ascomycetes) и базидиальных (Basidiomycetes) грибов.

Отдельные виды водных гифомицетов были известны еще с конца XIX в. (Tetracladium marchalianum, Anguillospora longissima, Lemonniera aquatica, Clavariopsis aquatica и др.), хотя их во многих случаях принимали за водоросли. Как группа, насчитывающая несколько десятков видов и повсеместно распространенная в водоемах различных типов, водные гифомицеты были открыты английским микологом Ц. Инголдом только в 1940 г. Исследуя под микроскопом каплю воды из пробы, отобранной в июле в 1940 г. в небольшом ручье возле города Лейчестера (Англия), Инголд обнаружил в ней споры двадцати различных видов, среди которых преобладали необычные, бесцветные, четырехлучевые. Но происхождение этих спор оставалось невыясненным: попали ли они в водоем из воздуха, или образовались на на каком-либо из субстратов, погруженных в воду. И лишь в ноябре 1940 г. в результате тщательного просмотра всех извлеченных из водоема субстратов было обнаружено, что на гниющих в воде листьях ольхи обильно развиваются типичные для гифомицетов конидиеносцы, на которых образуются многочисленные конидии, по форме идентичные спорам, обнаруженным ранее в воде ручья. Начиная с 1942 г., ученые интенсивно изучают водные гифомицеты в водоемах всех (кроме Антарктиды) континентов земного шара.

Исследования показывают, что водные гифомицеты развиваются преимущественно на погруженных в воду гниющих, так называемых «скелетонизированных» листьях не только ольхи, но и практически всех древесных и кустарниковых листопадных пород. Долгое время считали, что эти грибы не развиваются на погруженных в воду остатках хвойных деревьев. Теперь стали известны случаи нахождения около 20 видов водных гифомицетов на веточках *псевдотсуги* (Pseudotsuga sp.) и на хвоинках *сосны обыкновенной* (Pinus silvestris), гниющих в воде ручьев. Вообще погруженные в воду субстраты, на которых развиваются водные гифомицеты, весьма разнообразны: это остатки высших водных растений и веточки различных древесных пород, газетная бумага и косточки слив, чешуйки лука, клубни картофеля и т. д. Наконец, совсем недавно водный гифомицет из рода *тетракладий* Tetracladium marchalia-

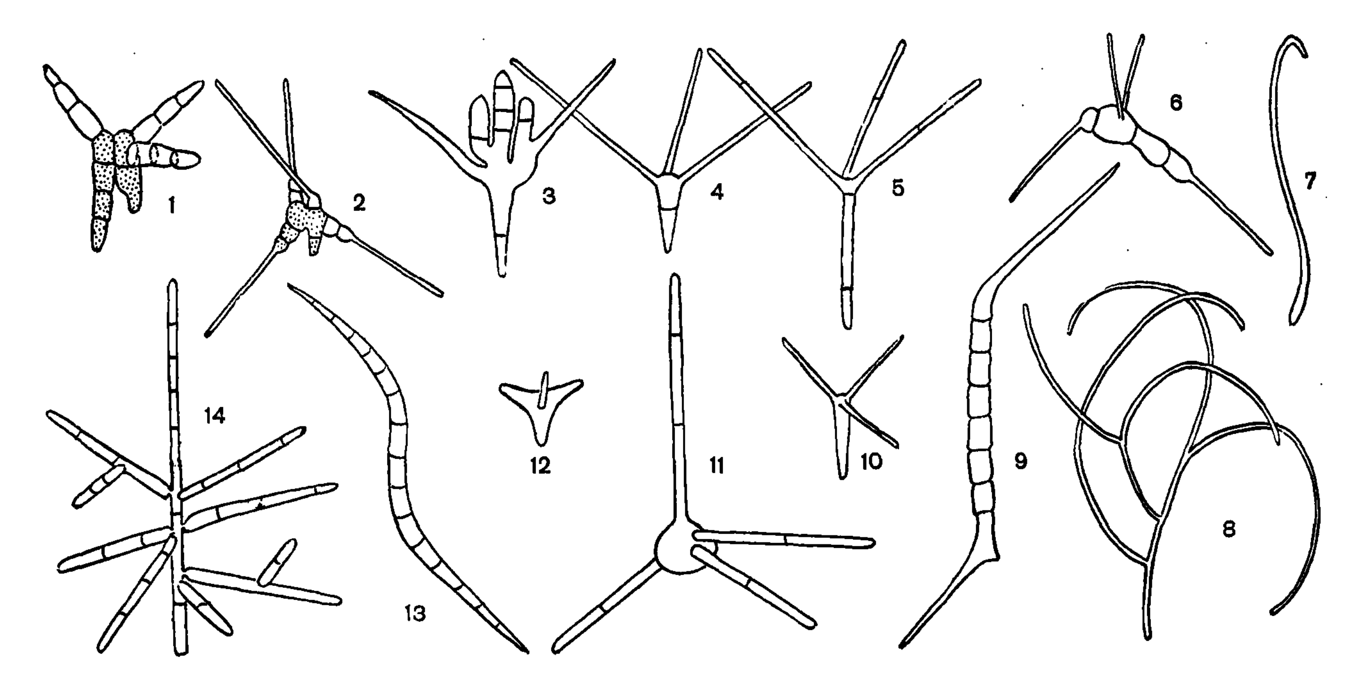


Рис. 245. Конидии водных гифомицетов:

1—6 и *10—12* — четырехлучевые и трехлучевые; *7, 9, 13* — сигмоидные; *8* и *14* — многократно разветвленные.

num был обнаружен на икре пеляди (Coregonus peled) в аппаратах Вейса для инкубации икры.

Водные гифомицеты распространены в водоемах различных типов: реках, ручьях, озерах, прудах, причем встречаются они не только в пресноводных, но и в солоноводных водоемах (соленых озерах, эстуариях), но значительно реже.

Наиболее благоприятным местообитанием для водных гифомицетов служат хорошо аэрируемые ручьи лесных долин с довольно быстрым течением воды и с большим количеством скелетонизированных листьев в воде.

Бесцветный септированный мицелий водных гифомицетов развивается в гниющих тканях листа, образуя многочисленные конидиеносцы, которые выходят из листа в воду обычно под прямым углом к его поверхности. Особенно обильно конидиеносцы развиваются на черешке и главных жилках листа. Конидиеносцы водных гифомицетов обычно полностью находятся под водой. Здесь же, под водой, на них образуются необычные по форме бесцветные конидии. Они имеют специфическое четырехлучевое (тетрарадиальное), реже трехлучевое (трирадиальное), многократно разветвленное или сигмоидное строение (рис. 245).

Значительно реже встречаются конидии, имеющие обычное строение, т. е. конидии сферической, эллипсовидной или цилиндрической формы.

По типу онтогенеза четырехлучевые конидии водных гифомицетов принадлежат к алевроспорам. Очень часто у водных гифомицетов четырехлучевые конидии со сходным типом строения отличаются по типу онтогенеза (индивидуального развития) и, наоборот, при одинаковом типе онтогенеза конидии имеют различный четырехлучевой тип строения. Так, у представителей родов *клавариопсис* (Clavariopsis aquatica) и *клаватоспора* (Clavatospora longibrachiata) четырехлучевые конидии имеют исключительное сходство в морфологическом строении. У обоих видов они состоят из клиновидной, расширенной на верхушке главной оси, от которой отходят удлиненно-цилиндрические, очень узкие, равномерной ширины по всей длине боковые ответвления. В то же время по типу онтогенеза конидии родов клавариопсис и клаватоспора четко отличаются друг от друга: у первого они являются алевроспорами, у второго — фиалоспорами.

Четырехлучевые споры водных гифомицетов имеют определенное биологическое значение. Есть предположение о двоякой роли четырехлучевых конидий для выживания водных гифомицетов в условиях водной среды. Споры такого строения дольше парят в слоях воды, медленнее оседают на дно, в результате чего распространяются на большее расстояние. Такие споры легче закрепляются на подходящих для их развития субстратах, чем споры шаровидной, эллипсовидной или цилиндриче-

ской формы, которые легко смываются с субстрата потоком воды. Доказательством значения четырехлучевой, многократно разветвленной и сигмоидной формы конидий для распространения водных гифомицетов в водоемах является тот факт, что конидии именно такой формы преимущественно аккумулируются в своеобразных ловушках — поверхностной пленке и пене рек и ручьев.

Часто можно наблюдать в проточных водоемах, где образуются естественные плотины из камней, упавших в воду стволов деревьев, веток, листьев, обильные скопления пены и пленки. Характерной особенностью этих образований является повышенное поверхностное натяжение, с помощью которого конидии водных гифомицетов улавливаются и задерживаются в пене и пленке. Количество конидий, среди которых преобладают четырехлучевые, многократно разветвленные и сигмоидные, в старой пене, особенно осенью во время максимального развития водных гифомицетов на гниющих в воде листьях, достигает многих десятков тысяч в 1 *мл*. Конидии, задержавшиеся в пене или пленке от оседания на дно в месте их образования, затем током воды распространяются на некоторое расстояние, в большей или меньшей мере удаленное от места их образования.

Косвенным подтверждением правильности этих гипотез служит обилие спор со щетинками, ответвлениями, разветвленными слизистыми обертками и т. п. у грибов из разных систематических групп, приспособившихся к существованию в пресноводных и соленоводных водоемах.

Аналогичное биологическое значение имеют, по-видимому, и сигмоидные споры водных гифомицетов. Споры такой формы также встречаются у пресноводных и морских сумчатых грибов.

Специфическое строение конидий водных гифомицетов — один из поводов для выяснения возможных путей их возникновения как самостоятельной экологической группы. Предполагают, что водные гифомицеты перешли к существованию в водной среде после продолжительного в историческом понимании существования в наземных условиях, т. е. они являются ремигрантной группой. Такой переход, по мнению Ц. Инголда и В. Кокс, происходил постепенно, главным образом во время осеннего листопада, когда эпифильные наземные гифомицеты вместе с листьями, на которых они развивались, попадали в воду рек, ручьев и других водоемов. Многократное повторение этого процесса привело к возникновению у грибных организмов новых морфологических и физиолого-биохимических признаков, которые соответствовали требованиям водной среды и способствовали выживанию грибов в этой среде.

К новым морфологическим приспособлениям и особенностям, появившимся у водных гифомицетов, следует отнести длинные ответвления конидий, придающие им вид действительно четырехлучевых и содействующие их выживанию и распространению в водоемах с быстрым течением воды.

В качестве конкретных примеров возможного перехода эпифильных гифомицетов от наземного существования к водному можно рассмотреть два вида: из рода *трипосперм* (Tripospermum), T. myrtii, который в наземных условиях развивается как сапрофит на листьях смоковницы (Ficus carica), а во время осеннего листопада конидии его в обилии обнаруживаются в воде ручьев; гриб из рода *кампилоспора* (Campylospora) C. chaetocladia — типичный водный гифомицет, обнаруженный только в водной среде.

Четырехлучевые конидии кампилоспоры отличаются от конидий трипоспермы только наличием длинных ответвлений, а в остальном строение конидий этих грибов из двух родов очень сходно. Такое сходство конидий послужило основой для предположения о происхождении грибов рода кампилоспора от грибов рода трипосперм в результате постепенного развития у них удлиненных и заостренных на концах ответвлений при попадании конидий трипосперма в воду. По-видимому, аналогичным образом в процессе постепенного перехода от наземного образа жизни к водному возникли и другие водные гифомицеты с их четырехлучевыми конидиями.

Вполне возможно, что окончательное формирование экологической группы водных гифомицетов еще не завершено. Между гифомицетами, весь жизненный цикл которых проходит в водоеме, и гифомицетами, которые развиваются только в наземных условиях существования, имеется множество переходных форм, ведущих амфибийный образ жизни или способных развиваться как в воде, так и на суше. Так, в почве и подстилке были обнаружены представители водных гифомицетов из родов *варикоспорий* (Varicosporium elodeae), *тетракладий* (Tetracladium setigerum), *алатоспора* (Alatospora acuminata), *трицеллула* (Tricellula aquatica). С другой стороны, на погруженных в воду ручьев гниющих листьях были обнаружены типично наземные, в основном почвенные, гифомицеты из родов *фиалоцефала* (Phialocephala bactrospora), *стахиботрис* (Stachybotrys atra), *альтернария* (Alternaria tenuis) и др. Довольно часто в воде ручьев встречается гифомицет иэ рода *центроспора* (Centrospora

acerina), сапрофитно развивающийся на погруженных в воду гниющих листьях различных древесных пород. Этот же гриб в наземных условиях развивается на корнеплодах моркови, петрушки и пастернака при их хранении.

Все эти примеры показывают отсутствие четкого разграничения между группами водных и наземных гифомицетов и возможность постепенного перехода некоторых наземных гифомицетов к водному образу жизни и в настоящее время, с образованием специфических для водных гифомицетов четырехлучевых, многократно разветвленных или сигмоидных конидий. Четырехлучевая форма и многократно разветвленная и сигмоидная форма конидий водных гифомицетов оказались наиболее пригодными для осуществления распространения видов в условиях водной толщи. Условия водной среды настолько специфичны и однозначны, что благодаря их влиянию сходные по форме структуры, функцией которых является распространение видов в водоемах, возникли независимо в ходе эволюции разных, часто довольно удаленных друг от друга систематических групп грибов, приспособившихся к существованию в воде.

Для многих несовершенных грибов, в том числе и для гифомицетов, характерно явление плеоморфизма. Некоторые водные гифомицеты в условиях культуры на различных питательных средах образуют совершенную сумчатую стадию, относящуюся к родам *нектрия* (Nectria), *моллизия* (Mollisia), *массарина* (Massarina) и *гименосцифус* (Hymenoscyphus). У некоторых видов грибов из родов *клавариопсис* (Clavariopsis aquatica), *трикладий* (Tricladium gracile), *варикоспорий* (Varicosporium giganteum) известны дополнительные несовершенные стадии. Водные гифомицеты в культуре могут образовывать склероции. Особенностью поведения водных гифомицетов в культуре служит образование большинством из них на твердых питательных средах только неспороносящего мицелия. Образование конидий наблюдается в том случае, если кусочек мицелия вместе с агаром питательной среды перенести в сосуд со стерильной водой.

Водные гифомицеты играют немаловажную роль в самоочищении водоемов от растительных остатков, в первую очередь от листового опада, который ежегодно в обилии поступает в реки, ручьи, озера, пруды и водоемы других типов. Исследования по физиологии водных гифомицетов показывают, что все вещества, необходимые для роста этих грибов в качестве источников углерода и азота, они получают из погруженных в воду листьев, используя растительные белки и аминокислоты. Кроме того, водные гифомицеты в основном витаминоавтотрофы, что также дает им определенные преимущества по сравнению с водными грибами других систематических групп при заселении и разложении органических остатков.

Известна роль водных грибов в качестве индикаторов разных типов и степеней загрязнения воды в водоемах. Водные гифомицеты из родов *лунулоспора* (Lunulospora curvula), *лемонниера* (Lemonniera aquatica), *трикладий* (Tricladium anomalum), *клаватоспора* (Clavatospora longibrachiata) и других служат показателями загрязнения водоемов отходами крахмало-паточного производства.

Водный гифомицет из рода *центроспора* (Centrospora acerina), обычно развивающийся как сапрофит на погруженных в воду листьях, вызывает гниль моркови, петрушки и пастернака в овощехранилищах, причем патогенными являются не только штаммы, выделенные из почвы или пораженных корнеплодов, но и из гниющих в воде листьев.

Сравнительно недавно открытая группа водных гифомицетов, несмотря на усиленное внимание к ней исследователей, все же во многих аспектах изучена еще недостаточно. Поэтому в ряде вопросов, связанных, в частности, с формированием этой группы, приходится говорить предположительно. Нет сомнения, что дальнейшие углубленные исследования водных гифомицетов раскроют интереснейшие моменты морфологии, биологии и экологии этой группы.

ХИЩНЫЕ ГИФОМИЦЕТЫ

Хищничество, редкое среди растений, известно у некоторых грибов. Грибы, способные поймать, убить и использовать в пищу микроскопических животных — нематод, коловраток, простейших или мелких насекомых (Collembola), объединяются в экологическую группу хищных грибов. Большинство представителей этой группы — гифомицеты, однако сюда относятся и представители других таксономических групп — зигомицеты (порядок зоопаговые), грибы рода зоофагус из порядка пероноспоровых класса оомицетов, некоторые хитридиомицеты.

У хищных грибов мицелий развивается в почве, на растительных остатках и других субстратах, но часть питания они получают из тканей пойманной ими жертвы. Тело жертвы представляет для них, как и для хищных животных, только пищу, а не среду обитания, как для паразитов. Захват жертвы хищником (в данном случае грибом) представляет единичный акт, а не процесс совместного существования, как при паразитизме.

Первые описанные в литературе хищные грибы — *артроботрис пышный* (Arthrobotrys superba) и *артроботрис малоспоровый* (A. oligospora) — долгое время считали обычными сапрофитными грибами. М. С. Воронин наблюдал образование на мицелии второго из них колец и сетей, описанных им подробно в 1869 г. Позднее, в 1871 г., такие же кольца и сети наблюдал Н. В. Сорокин. Роль этих сетей в улавливании нематод была показана работами немецкого ученого В. Цопфа в конце XIX в.

Однако интенсивное изучение этой своеобразной группы грибов было начато значительно позднее, после появления в 30-х годах нашего века серии работ американского ученого Ч. Дрекслера по морфологии и систематике хищных грибов. За прошедшие с тех пор четыре десятилетия были выяснены многие вопросы таксономии, биологии и распространения хищных грибов.

Вегетативный мицелий хищных грибов состоит из обильно ветвящихся септированных гиф толщиной не более 5—8 *мкм*. В старых гифах нередко образуются хламидоспоры. На мицелии развиваются различные ловчие приспособления, описываемые ниже. Конидии у хищных грибов развиваются на вертикально стоящих конидиеносцах различного строения и имеют одну или несколько перегородок. У грибов рода *артроботрис* (Arthrobotrys) конидии двухклетные. Первая конидия образуется бластогенно на вершине конидиеносца, затем ниже ее возникает новая точка роста и развивается новая конидия. Этот процесс повторяется многократно, в результате чего образуется гроздь конидий на вершине конидиеносца, часто утолщенной и бородавчатой. Если в одной из последовательных точек роста происходит пролиферация конидиеносца и этот процесс повторяется, на конидиеносце образуется серия утолщенных узлов, несущих конидии (рис. 246). У представителей рода *дактилярия* (Dactylaria) на вершине конидиеносца образуется группа многоклеточных конидий, расположенных на стеригмах или бородавчатых выростах конидиеносца, а для видов рода *монакроспориум* (Monacrosporium) характерно образование на вершине конидиеносца одиночной многоклеточной конидии, часто с более крупной центральной клеткой (рис. 246). Кроме того, к хищным гифомицетам относятся представители родов *тридентария* (Tridentaria) и *трипоспорина* (Triposporina) со звездчатыми спорами (рис. 246) и другие грибы.

Жертвы хищных грибов — обычно сапрозойные нематоды или свободноживущие личинки нематод, патогенных для растений, животных и человека. Реже грибы ловят амеб или других

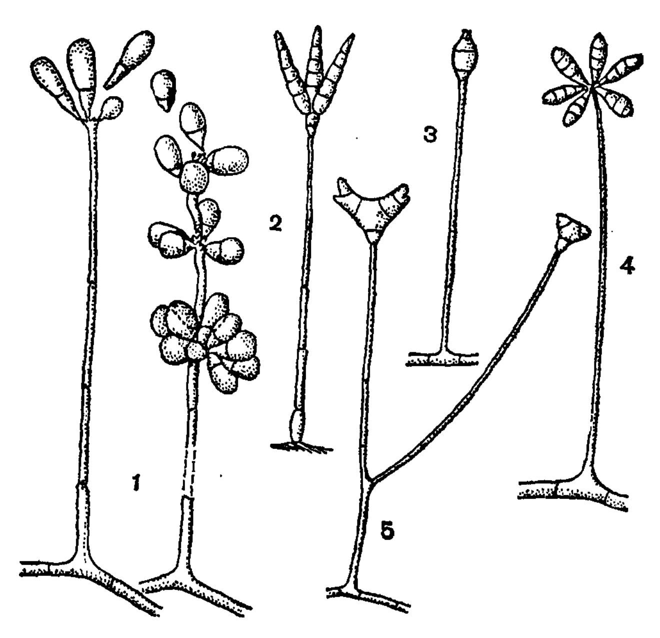


Рис. 246. Конидиальные спороношения хищных грибов:
1 — артроботрис (Arthrobotrys); 2 — тридентария (Tridentaria); 3 — монакроспориум (Monacrosporium); 4 — дактилярия (Dactylaria); 5 — трипоспорина (Triposporina).

мелких корненожек, а некоторые — мелких насекомых. Таков, например, *артроботрис насекомоядный* (A. entomophaga), улавливающий представителей коллембола (Collembola).

Часто хищные грибы улавливают животных, значительно превосходящих их по размерам. Размеры нематод (круглых червей), улавливаемых грибами,— 0,1—1,0 *мм*, а толщина гиф этих грибов не более 8 *мкм*. Улавливание таких крупных, подвижных и сильных жертв, как нематоды, стало возможно в результате приобретения грибами в процессе эволюции различных специализированных ловчих приспособлений. Строение аппаратов-ловушек у хищных гифомицетов разнообразно, по механизму действия они могут быть трех типов.

Наиболее распространены у хищных гифомицетов клейкие ловушки. В простейшем случае это недифференцированные боковые выросты гиф, покрытые клейким веществом (Arthrobotrys perpasta, Monacrosporium cionopagum). Другие хищные гифомицеты образуют ловчие аппараты в виде маленьких овальных или шаровидных клейких головок, сидящих на коротких двухклетных веточках мицелия (Monacrosporium ellipsosporum, A. entomophaga, рис. 247). Но самый распространенный тип клейких ловушек — клейкие сети, состоящие из большого числа колец. Такие сети образуются в результате обильного ветвления гиф, веточки которых загибаются и анастомозируют с соседними веточками или родительской гифой,

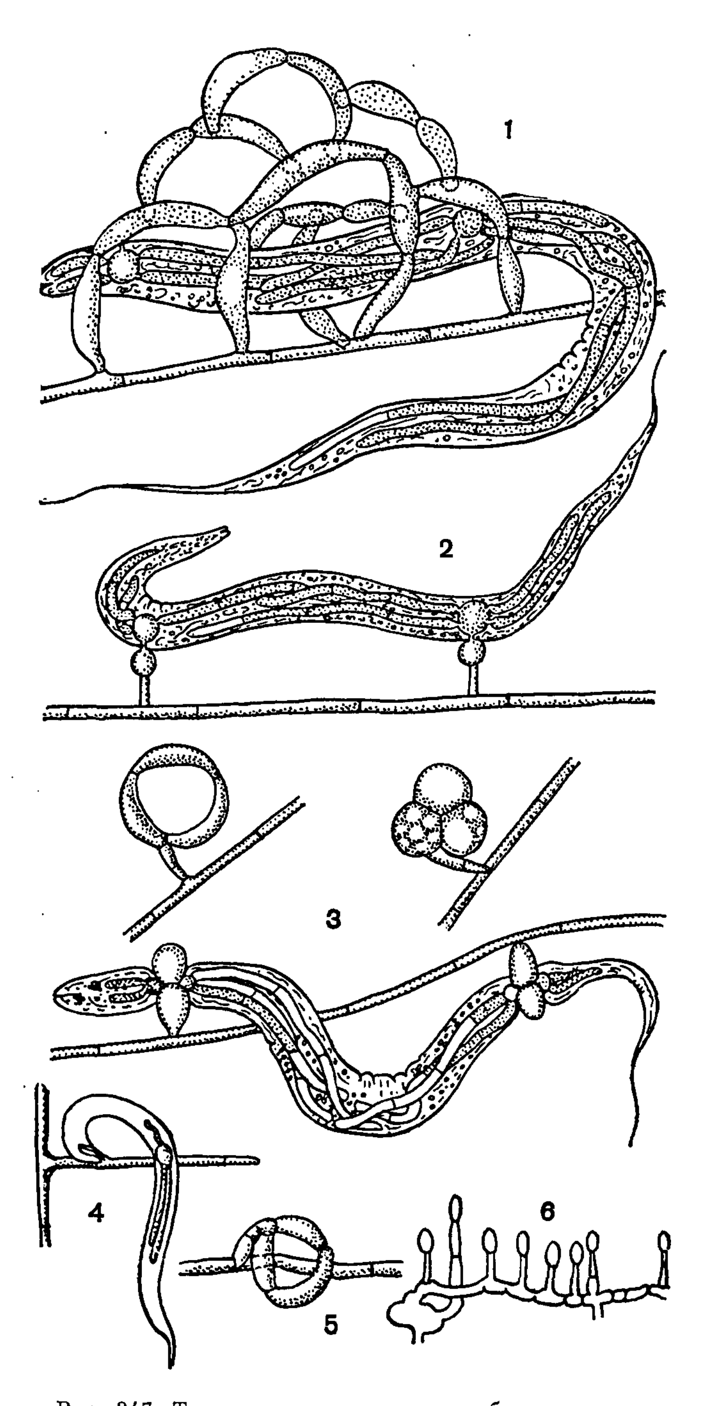


Рис. 247. Типы ловушек хищных грибов:

1 — клейкие трехмерные сети; *2*, *6* — клейкие головки; *3* — сжимающиеся кольца; *4* — клейкие выросты гиф; *5* — несжимающиеся кольца.

образуя сложную трехмерную сеть из многочисленных колец (рис. 247). Поверхность гиф сети покрыта клейким веществом неизвестной природы. Предполагают, что по происхождению оно близко к смолам и гутте, а его биосинтез тесно связан с терпеновым обменом (З. Э. Беккер). Такого типа ловушки известны у многих видов из рода артроботрис, например у часто встречающегося во всех районах земного шара артроботриса малоспорового. Сети часто достигают крупных размеров, и вероятность попадания в них многочисленных и подвижных нематод очень велика.

Процесс улавливания нематоды клейкими сетями напоминает ловлю мух на липкую бумагу. Прикоснувшись к сети, нематода прилипает к ней. Пытаясь освободиться, она активно двигается, извивается и все больше прилипает к сети. Через некоторое время ее движения становятся вялыми, наконец нематода перестает двигаться. Вскоре после захвата нематоды клейкой сетью из этой сети развивается гифа, растворяющая кутикулу нематоды и проникающая в ее тело. Часто после прободения кутикулы в теле нематоды образуется так называемая инфекционная луковица, из которой развиваются трофические гифы. Постепенно они заполняют все тело нематоды, и ее ткани теряют свою структуру. Процесс поглощения грибом содержимого тела нематоды продолжается немногим более суток. После этого остается только кутикула нематоды, заполненная трофическими гифами гриба. Крупные, сильные нематоды иногда разрывают ловчие сети и уходят из них, унося на кутикуле прилипшие обрывки гиф. Но и в этом случае нематоды быстро гибнут в результате развития из этих обрывков колец гиф, проникающих в их тело.

У некоторых хищных грибов образуются ловушки в виде колец, лишенных клейкого вещества и действующих механически. Обычно эти кольца состоят из трех изогнутых клеток и расположены на коротких веточках мицелия. В простейшем случае такие ловушки действуют пассивно. Нематода, случайно попав в такую ловушку, пытается пройти сквозь кольцо и застревает в нем. Ловушки этого типа образует *дактилярия белоснежная* (Dactylaria candida).

Наиболее интересный тип ловушек хищных грибов — сжимающиеся кольца (рис. 247,*3*). Внешне они очень похожи на кольца предыдущего типа, однако их внутренняя поверхность тактиосенситивна, т. е. чувствительна к прикосновению к ней (кутикулы нематоды, иглы микроманипулятора). В ответ на раздражение клетки кольца в течение 0,1 *сек* резко увеличиваются в объеме (примерно в 3 раза) и приобретают шаровидную форму, почти полностью закрывая просвет кольца. Вздутие клеток кольца при обычных условиях необратимо. Если нематода попадает в такую ловушку, она активно захватывается грибом. Проникновение гриба в тело нематоды и питание ее тканями происходят как и в случае с клей-

кими ловушками. Гибель нематоды в сжимающемся кольце может происходить в результате ее механического сдавливания, так как диаметр ее тела в месте захвата грибом уменьшается вдвое. Сжимающиеся кольца образуются у представителей родов дактилярия, монакроспориум и немногих грибов рода артроботрис.

Механизм действия сжимающихся колец-ловушек до сих пор не изучен полностью. По сведениям Дж. Р. Лоутон, замыкание колец хищных грибов стимулируется ацетилхолином. На основании этого она предполагает, что механизм смыкания колец-ловушек сходен с механизмом сокращения мышечного волокна.

Хищные гифомицеты легко выделяются в чистую культуру и растут на питательных средах, но в отсутствие нематод они обычно не образуют аппаратов-ловушек. Если в культуру добавить нематод, то уже через 24 *ч* в ней образуются ловушки. Стимулировать их образование можно также, добавляя к культуре стерильную воду, в которой жили нематоды. Таким образом, присутствие жертвы или продуктов ее обмена индуцирует у хищника образование ловушек.

Иногда наблюдают неспецифическую индукцию развития ловушек экстрактами из тканей животных, сывороткой крови, ионами CO_3 и другими воздействиями. В культуре некоторых нематод были обнаружены вещества, стимулирующие образование ловушек у хищных гифомицетов и получившие название немин. Предполагают, что это низкомолекулярный пептид или аминокислота. Из тела аскарид был получен белок с неминовой активностью. У некоторых хищных гифомицетов, например у *артроботриса дактилоидного* (A. dactyloides), развитие ловушек происходит в отсутствие нематод в условиях относительного недостатка питания или воды. Возможно, в природе эти факторы наряду с морфогенетическими соединениями типа немина регулируют образование ловушек у хищных грибов.

Гибель пойманной нематоды или хотя бы прекращение ее движений часто происходит быстрее, чем мицелий гриба проникнет в ее тело. Предполагают, что хищные грибы образуют токсины, содержащиеся в клейкой жидкости ловушек. Нематотоксины уже обнаружены у многих видов хищных гифомицетов.

Несмотря на большую адаптацию к хищничеству, хищные грибы в течение длительного времени могут развиваться как сапрофиты в почве или на растительных остатках, питаясь различными органическими соединениями и усваивая, как и многие почвенные сапрофиты, минеральные соединения азота. Установлено даже, что лучшее развитие хищных грибов и более активное улавливание ими нематод происходят в присутствии в среде дополнительного энергетического субстрата (сахаров и других соединений). Как и обычные почвенные сапрофиты, эти грибы вполне конкурентоспособны. При внесении в почву они нормально в ней развиваются и сохраняют способность улавливать нематод.

Хищные грибы широко распространены по всей территории земного шара. Они в изобилии встречаются в местах скопления сапрозойных нематод — в почве, на разлагающихся растительных остатках, гниющей древесине, экскрементах животных, на мхах и в водоемах. Их можно обнаружить в ризосфере и на корнях растений. Основное место обитания большинства из них — почва.

Хищные грибы можно рассматривать как экологическую группу почвенных сапрофитов, в процессе эволюции приобретших способность улавливать нематод и питаться дополнительно. Хищничество у грибов появилось, вероятно, в глубокой древности, причем возникло независимо в разных их группах. У гифомицетов этот способ питания должен быть достаточно древнего происхождения, на что указывает их широкое распространение во всех климатических зонах и наличие сложных ловчих приспособлений (Ф. Ф. Сопрунов).

Активное улавливание хищными грибами нематод, способность их существовать в почве, возможность выращивания их в культуре в больших количествах давно привлекали внимание исследователей к этим грибам, как к возможным средствам в биологической борьбе с нематодами. Однако часто в тепличных и мелкоделяночных опытах препараты хищных грибов давали обнадеживающие результаты, но при более широком применении их эффекта не было. Причиной этого была недостаточность знания экологии хищных грибов, что не позволяло предвидеть их поведение в почве и регулировать его в нужном направлении. Для разработки теоретических основ биологического метода борьбы с фитонематодами и другими патогенными нематодами необходимы фундаментальные исследования их экологии, изучение их роли и условий развития в естественных биоценозах.

Хищные грибы представляют большой интерес и как орудия биологической борьбы с нематодами, патогенными для животных. В ряде случаев были получены положительные результаты при использовании препаратов хищных грибов для обеззараживания почвы от личинок анкилостомы, патогенных для человека (Ф. Ф. Сопрунов, Ю. Я. Тендетник), и для борьбы со стронгилятозом лошадей и овец (С. Ф. Шагалин).

ПОРЯДОК МЕЛАНКОНИАЛЬНЫЕ (MELANCONIALES)

У грибов, относящихся к этому порядку, конидиеносцы не одиночные, а собраны вместе на плоском, выпуклом или несколько вогнутом основании, и это образование имеет вид бугорка, подушечки или диска, заметного невооруженным глазом или с помощью лупы. Такое спороношение называют л о ж е м (рис. 248).

Основание ложа состоит из плотного сплетения гиф субстратного мицелия, на котором конидиеносцы образуют плотный палисадный слой. Обычно ложе погружено в субстрат и сверху прикрыто кутикулой, эпидермисом или перидермой растения-хозяина. После созревания конидий прикрытие прорывается и конидии в слизи выступают наружу. Поэтому на поверхности ложа видны слизистые капли розового, кремового, оранжевого, белого или черного цвета, в зависимости от окраски спор. Из-за наличия слизи распространение конидий происходит при помощи воды, животных и насекомых, особенно тех, которые питаются этой слизью.

Порядок меланкониальные нерезко отграничен от двух других порядков несовершенных грибов. Он занимает промежуточное положение между ними, так как имеет переходные формы, стоящие на грани двух порядков. Если ложе сильновогнутой формы, то его трудно отличить от пикниды, являющейся характерным спороношением сферопсидиальных. Иногда наблюдают выход конидиеносцев наружу и образование ими конидий. В этом случае спороношение мало отличается от спороношения типичных гифомицетов.

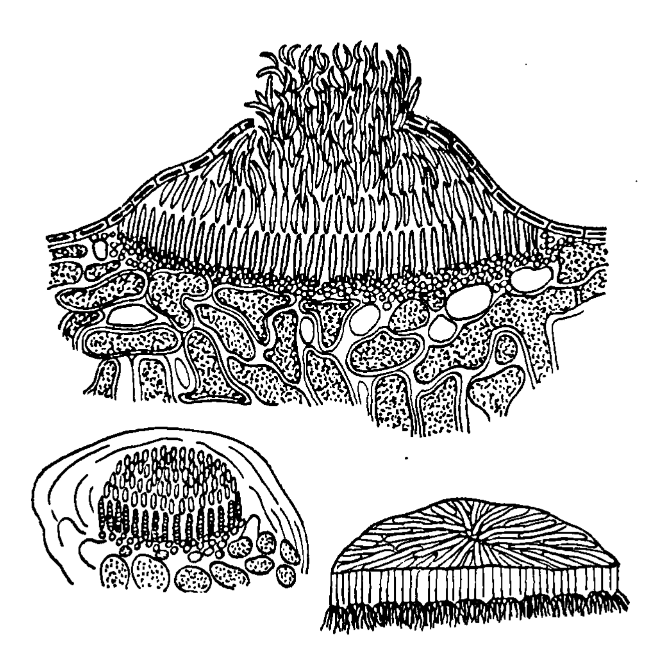


Рис. 248. Строение ложа меланкониевых грибов.

В настоящее время насчитывается 120 родов и 1000 видов меланконияльных грибов.

Меланкониальные грибы развиваются на растениях в качестве сапрофитов или паразитов. Большинство родов включает только сапрофитные виды. Есть роды, состоящие из сапрофитных и паразитных форм. 24 рода представлены исключительно паразитными видами, многие из которых являются опасными возбудителями болезней сельскохозяйственных растений.

Паразитные меланкониальные грибы вызывают главным образом пятнистости и антракноз. Во всех случаях поражаются надземные органы растений, на которых образуются разного рода пятна. Этот тип поражения приводит чаще всего к потере листьев, порче плодов и ослаблению растения. При антракнозе не только развивается пятнистость листьев, но и образуются глубокие раны на плодах, ветвях и стеблях, приводящие к нарушению передвижения питательных веществ по растению, к перелому ветвей и стеблей.

В борьбе с пятнистостями и антракнозом применяют многократные опрыскивания больных растений различными фунгицидами и агротехнические приемы, направленные на повышение устойчивости растений и снижение инфекций. Особенно важно уничтожение растительных остатков больных растений, так как меланкониальные грибы сохраняются главным образом на растительных остатках в виде мицелия, склероциев и иногда сумчатых спороношений.

Сумчатые стадии найдены в цикле развития у немногих меланкониальных (в основном это представители пиреномицетов и дискомицетов).

Для грибов родов глеоспорий и коллетотрих характерны неокрашенные одноклетные споры (рис. 249,*1*). Конидии по форме бывают трех типов: продолговато-яйцевидные, цилиндрические и серповидные. В массе они обычно розоватые или оранжево-желтые. Выходят наружу склеенные слизью.

У многих коллетотрихов в ложах образуются темно-коричневые длинные волоски или щетинки. У глеоспориев таких щетинок нет. Наличие или отсутствие щетинок было положено в основу различия между этими родами. Более поздние исследования, однако, показали, что данный признак не является постоянным, а зависит от внешних факторов, например таких, как питающее растение или в искусственной культуре питательная среда. Поэтому использование этого признака для разделения двух родов было поставлено под сомнение. Выяснилось также, что для рода коллетотрих характерна сумчатая стадия пиреномицета *гломерелла* (Glo-

merella). Сумчатые стадии глеоспориев относятся как к роду гломерелла, так и к другим родам пиреномицетов. В связи с этим род глеоспорий в настоящее время рассматривают как сборный, не имеющий собственного статуса. Его виды с разными сумчатыми стадиями распределены по соответствующим родам грибов. Глеоспории с сумчатой стадией типа гломерелла перенесены в род коллетотрих.

Большинство глеоспориев и коллетотрихов — паразиты. Они вызывают опасные заболевания растений. При антракнозе (рис. 250) места поражений обычно изъязвляются и на поверхности язв образуются обильные спороношения возбудителя.

Широко распространен пятнистый антракноз виноградной лозы (табл. 61). Возбудитель его — *глеоспорий виноградный* (Gloeosporium ampelinum). Гриб поражает все надземные части растения, на которых появляются характерные бурые пятна с темным ободком. Пораженные ягоды засыхают и преждевременно опадают.

Болезнь особенно быстро развивается весной в дождливую погоду, и за сезон гриб дает до 30 поколений спор. В зимний период инфекция сохраняется в виде мицелия в побегах. Кроме того, возбудитель может образовывать на растительных остатках склероции и пикниды, которые весной чаще всего служат источником первичной инфекции. Кусты винограда, сильно пораженные этой болезнью, через несколько лет погибают.

Другой важный в хозяйственном отношении вид — *глеоспорий смородинный* (G. ribis). Он вызывает антракноз смородины и крыжовника. Гриб имеет три специализированные формы. Две из них поражают в разной степени красную, черную и золотистую смородину, а третья форма паразитирует преимущественно на крыжовнике. Эти три биологические формы гриба отличаются некоторыми морфологическими признаками и отношением к температуре. Сорта смородины и крыжовника, происходящие от азиатских и американских сортов, более устойчивы к болезни, чем европейские. Растения наиболее восприимчивы к заболеванию в фазу цветения и до конца вегетации. Теплая влажная погода благоприятствует развитию болезни. Поражаются главным образом листья, на которых возникают желтовато-бурые пятна, иногда охватывающие весь лист. Такие листья опадают, и продуктивность кустов снижается. Иногда поражаются побеги, ягоды и черешки. Гриб зимует на опавших листьях. Весной на них образуются апотеции — сумчатая стадия возбудителя Pseudopeziza ribis. Аскоспоры созревают уже в мае и служат источником первичного заражения ягодников. На опавших листьях могут развиваться и конидиальные спороношения, которые также заражают молодые листья.

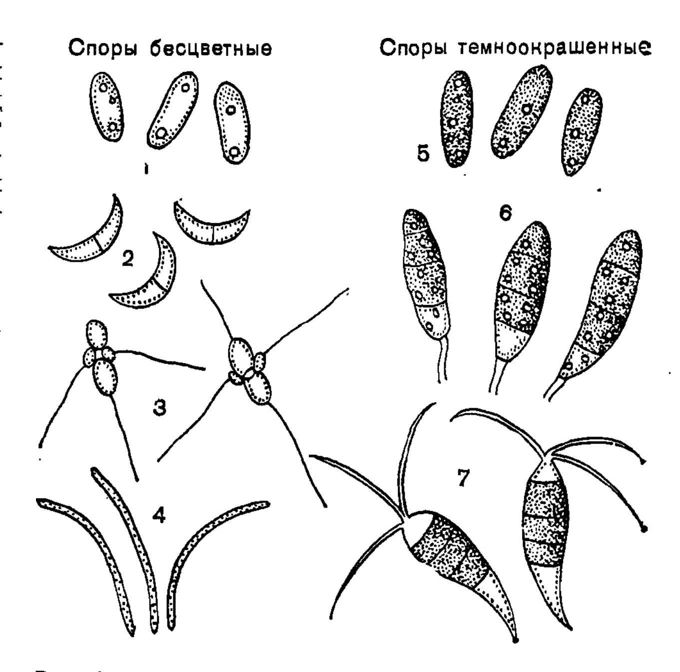


Рис. 249. Споры меланкониевых грибов:

1 — коллетотрих (Colletotrichum lindemuthianum); *2* — марсонина (Marssonina juglandis); *3* — энтомоспорий (Entomosporium maculatum); *4* — цилиндроспорий (Cylindrosporium hiemale); *5* — меланконий (Melanconium fuligineum); *6* — кориней (Coryneum microstictum); *7* — песталотия (Pestalotia theae).

Коллетотрих приносит значительный экономический ущерб ряду важных сельскохозяйственных культур.

Антракноз фасоли вызывает *коллетотрих Линдемута* (C. lindemuthianum). Он поражает, кроме фасоли, горох, кормовые бобы, маис, сою, люпин. Болезнь распространена во всех районах возделывания фасоли и приводит иногда к потере половины урожая. На бобах, листьях, стеблях и черешках появляются бурые растрескивающиеся пятна с красноватой каймой (табл. 61). Если стоит влажная погода, пятна в виде язв заживают. В сухую погоду пятна растрескиваются. На поверхности язв появляется розоватая или серо-бурая слизистая масса конидий, распространяющаяся каплями дождя и насекомыми. При влажной погоде споры гриба быстро прорастают. Ростковая трубка споры образует специальную клетку — а п п р е с с о р и й, плотно прикрепляющуюся с помощью своей студневидной оболочки к кутикуле растения. От аппрессория отходит инфекционная гифа, которая прямо внедряется в клетки растения. При благоприятных условиях от момента заражения до появления нового спороношения гриба проходит 4—7 дней. Если условия не очень благоприятны, то этот

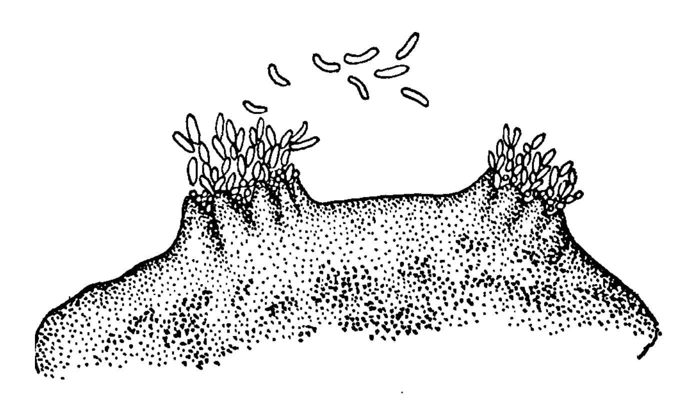


Рис. 250. Антракноз на семенах.

период затягивается. При сильном развитии болезни мицелий не только пронизывает створку бобов, но и проникает в семена. Пораженные семена теряют всхожесть или дают больные проростки, которые служат основным источником инфекции.

Другим источником инфекции являются растительные остатки. Разные сорта фасоли поражаются антракнозом в разной степени. Это связано с тем, что популяция гриба неоднородна и состоит из нескольких биологических рас, приспособленных к разным сортам.

Коллектотрих бутылочной тыквы (C. lagenarium) вызывает антракноз тыквенных. Арбузы и дыни наиболее восприимчивы к болезни, огурцы и тыквы — в меньшей степени.

В нашей стране болезнь особенно вредоносна в районах поливного бахчеводства. Возбудитель широко распространен в Европе, Северной Америке, Азии и Африке (карта 9).

Инкубационный период болезни равен 3—4 дням при температуре 22—27° С и влажности 90%. Гриб наиболее чувствителен к влажности: уже при 50% влажности заражения растений не происходит.

Поражаются плоды, плети, листья, черешки тыквы. Вначале на растении появляются желто-коричневые пятна, позднее вдавливающиеся язвы. На поверхности язв развивается медно-розоватый налет спор гриба (отсюда название болезни — медянка). Пораженные органы быстро отмирают. Плоды могут заболевать и при транспортировке. При появлении на них пятен вкус плодов становится горьким.

Возбудитель зимует на растительных остатках в виде склероциев и псевдопикнид. Семена, полученные с больных растений, также содержат инфекцию.

Интересно, что гриб способен поражать и заразиху египетскую. В Астраханской области, где заразиха паразитирует на арбузах, возбудитель антракноза поражает как растение-хозяина, так и его паразита.

Во всех районах произрастания цитрусовых встречается *коллетотрих клейкоспоровидный* (C. gloeosporioides). Антракнозом легче поражаются цитрусовые, ослабленные внешними неблагоприятными факторами. При этой болезни наблюдается как усыхание ветвей, так и поражение листьев. На листьях появляются бурые пятна отмершей ткани с черными точками, расположенными концентрическими кругами. На пораженных ветвях буреет верхушка и осыпаются листья. Плоды поражаются на дереве, но гниль может развиваться и в период хранения. Места поражения сначала чернеют, потом размягчаются. Из года в год инфекция сохраняется в больных деревьях и опавших листьях. У возбудителя известна сумчатая стадия (Glomerella cingulata), которая не играет роли в сохранении инфекции, но представляет теоретический интерес. В последнее время ее много изучают с точки зрения полового цикла гриба и в генетическом аспекте.

Род *меланконий* (Melanconium) объединяет формы с одноклетными темноокрашенными конидиями (рис. 249,*5*). В местах спороношения гриба конидии образуют обильный черный налет на поверхности субстрата. Поэтому название «меланкониум» означает «черная пыль».

Грибы этого рода преимущественно сапрофиты на плодах, ветвях и листьях растений, где они образуют различные пятна. Паразитическими свойствами обладает *меланконий сажистый* (Melanconium fuligineum) — возбудитель горькой гнили винограда. Он встречается во многих странах. Поселяясь на ягодах, гриб вызывает их постепенное засыхание. Горький вкус ягод передается вину. Один из грибов рода меланконий в Северной Америке паразитирует на ветвях серого ореха. Гриб поражает только молодые ветви. Кора их из зеленой становится красновато-бурой, листья желтеют, и начинается медленное отмирание ветвей от вершины к основанию. К этому заболеванию восприимчивы многие виды ореха (грецкий, черный и др.).

Род *марсонина* (Marssonina) характеризуется двухклетными бесцветными конидиями (рис. 249,*2*). Верхняя клетка конидий клювовидно изогнута или просто крупнее нижней.

Многие грибы рода марсонина паразитируют на листьях ив и тополей. Особенно широко распространена *марсонина тополевая* (M. populi). В нашей стране она встречается повсюду.

Марсонина розы (M. rosae) вызывает серьезное заболевание роз — черную пятнистость. При этой болезни происходит засыхание листьев и преждевременное их осыпание. Конидиальное спороношение развивается на листьях в виде черных коростинок, концентрически рас-

положенных. Сумчатая стадия (апотеций) образуется на опавших листьях.

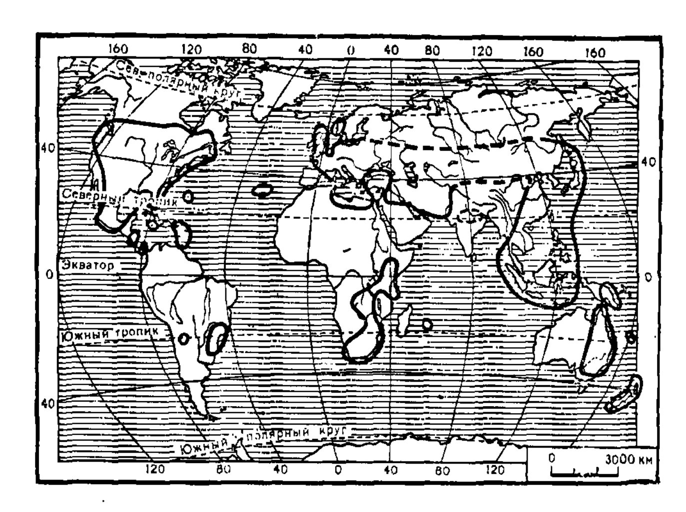
Бурую пятнистость листьев земляники вызывает *марсонина земляничная* (M. fragariae). Гриб приурочен в основном к старым листьям. Вредоносность бурой пятнистости особенно сильна в загущенных и заросших сорняками посадках, так как возбудитель особенно чувствителен к влажности. Конидиальное спороношение развивается на листьях в виде мелких, черных, как бы лакированных подушечек. Сумчатая стадия известна, но большой роли в жизненном цикле гриба не играет. Зимовка происходит мицелием или конидиями на отмерших или живых листьях земляники. Так как болезнь особенно интенсивно развивается во вторую половину лета, то она обычно влияет на урожай будущего года.

В местах естественного произрастания и культивирования грецкого ореха встречается другой паразитный вид — *марсонина ореховая* (M. juglandis), вызывающая антракноз грецкого ореха и близкородственных видов. Гриб поражает листья, черешки и плоды (околоплодники) ореха. На листьях пятна бурые или серо-бурые, резко отграниченные или расплывчатые. Спороношения гриба развиваются преимущественно на нижней стороне листа. Это заболевание очень ослабляет деревья, и к середине лета (например, в условиях Средней Азии) пораженные деревья могут терять до 50% листьев.

На перезимовавших листьях иногда образуется сумчатая стадия гриба (Gnomonia leptostyla) — глубоко сидящие в тканях листа перитеции с аскоспорами. Аскоспоры созревают весной и дают заражение молодых листьев.

Род *кориней* (Coryneum) — многоклеточные темноокрашенные конидии (рис. 249,*6*). У большинства видов конидии имеют булавовидную форму с несколькими поперечными перегородками (отсюда перевод названия «коринеум» — булава). Грибы этого рода преимущественно сапрофиты, поселяющиеся на отмирающих листьях и ветвях древесных пород: клена, дуба, рябины, можжевельника, мушмулы, шиповника и др. Паразитных видов мало, и их паразитические свойства выражены слабо. Они проникают в дерево только через ранки в коре. Часто поселяются на коре совместно с другими грибами.

Кориней мелкопятнистый (C. microstictum) встречается на живых и отмерших ветвях роз, боярышника, малины, яблони. На ветвях роз гриб вызывает образование опоясывающих бурых вдавленных пятен с пурпурной каймой. При отмирании коры появляются обильные черные подушечки конидиального спороношения. Гриб может причинять розам значительный ущерб, если не вести борьбу с болезнью.



Карта 9. Ареал антракноза тыквенных.

Для некоторых видов рода указана связь с сумчатыми стадиями, преимущественно с различными пиреномицетами.

Род *песталотия* (Pestalotia) назван в честь итальянского ботаника П е с т а л о ц ц и.

Споры песталотий весьма характерны (рис. 249,*7*). Передняя клетка многоклеточной веретеновидной споры несет длинные нитевидные бесцветные щетинки или реснички. Средние клетки окрашены в бурый цвет, верхняя и нижняя бесцветны. Интересно, что прорастает обычно только нижняя клетка споры.

Представители рода встречаются на листьях и ветвях многих деревьев и кустарников: липы, дуба, клена, вяза, пальмы, рябины, акации, яблони, груши, вишни и др. Они ведут сапрофитный или паразитный образ жизни. Паразитические свойства у них выражены в большинстве случаев слабо. Чаще всего эти грибы развиваются в тканях уже ослабленных растений или пораженных другими организмами растительного или животного происхождения.

Во всех чаеводческих районах мира встречается *песталотия чайная* (P. theae). Она является возбудителем серой пятнистости листьев чая. Гриб проникает в растение главным образом через поранения, вызываемые насекомыми. В первую очередь поражаются старые листья, на которых появляются серые пятна, охватывающие значительную часть листовой пластинки. На местах поражения развивается спороношение гриба в виде черных бородавочек. Болезнь обычно носит хронический характер, и паразит постоянно присутствует на листьях. При благоприятных для развития болезни погодных условиях возбудитель распространяется на молодые листья, побеги и стволы, причиняя значительный ущерб урожаю и ослабляя чайный куст.

Род *энтомоспорий* (Entomosporium) представлен грибами, у которых конидии бесцветные, многоклеточные, оригинальной формы (рис. 249,*3*): четыре клетки соединены крестообразно и каждая несет тонкую нитевидную щетинку. Передняя и задняя клетки споры крупнее двух боковых. Внешне такая спора напоминает насекомое, отсюда и произошло название рода, что в переводе с греческого означает «насекомоспоровик». Все клетки споры одинаково способны к прорастанию.

Формирование конидий происходит в плоских или глубоко погруженных вогнутых ложах. В последнем случае ложе напоминает пикниду. На этом основании некоторые авторы помещают род энтомоспорий в порядок сферопсидальных (Sphaeropsidales). Однако этот признак нельзя считать постоянным. У многих видов форма ложа зависит от времени года. Летние споровместилища обычно поверхностные, плоские. После перезимовки ложа расположены глубже в тканях растения и имеют вогнутую форму, напоминая пикниды.

Энтомоспорий паразитирует на растениях из семейства розоцветных и вызывает пятнистость листьев и плодов, иногда поражая молодые ветви.

Энтомоспорий пятнистый (E. maculatum) встречается в Европе и поражает грушу, айву, яблоню, мушмулу, иргу, рябину. В СССР он весьма обычен на грушах в центральных и южных областях европейской части страны и в Средней Азии. Болезнь называется «буроватая пятнистость» груш. Особенно она вредоносна в питомниках, так как сеянцы и саженцы, теряя листья, сильно отстают в росте.

На листьях появляются бурые пятна, постепенно расширяющиеся. Спороношения гриба в виде черных подушечек или коростинок располагаются по 1—2 на каждом пятне. Они образуются на листьях, плодах, почечных чешуйках, молодых ветвях.

Зимует паразит обычно в конидиальной стадии в зимнем ложе, может зимовать и в виде мицелия в молодых побегах. Редко, особенно после суровых зим, образуется сумчатая стадия гриба: мелкие, черно-бурые, приплюснуто-шаровидные апотеции. Созревание сумок происходит в апреле — мае.

Болезнь на листьях появляется в мае — начале июня, особенно прогрессирует в июле — августе. Конидии прорастают при 95% влажности, инкубационный период болезни длится 4—5 дней. При той же температуре (13—25° С), но пониженной влажности инкубационный период затягивается до 14—16 дней.

У гриба есть три специализированные формы, приспособившиеся к паразитированию на разных растениях. Одна форма поражает преимущественно грушу, айву и яблоню. Вторая — только мушмулу, а третья — иргу.

В питомниках и садах растения несколько раз в сезон опрыскивают фунгицидами, вводят устойчивые сорта, используют устойчивые подвои для груши, проводят ряд мероприятий по повышению устойчивости растений. Осенью пораженные листья запахивают в землю, тогда весной на них не образуется ни конидиальных, ни сумчатых спороношений гриба.

Род *цилиндроспорий* (Cylindrosporium) отличается тем, что у него конидии бесцветные, цилиндрические, нитевидные или палочковидные, прямые или согнутые, одноклеточные или с поперечными перегородками (рис. 249,*4*); на поверхность споровместилищ всегда выступают слизистыми массами. Ложа у цилиндроспориев бурые, черные, янтарные, бледно-красные, беловатые, но очень мелкие, различимые часто только под лупой. У некоторых видов известна сумчатая стадия типа перитеция, реже апотеция.

Виды рода цилиндроспорий распространены повсеместно и являются паразитами многих ценных деревьев, кустарников и трав.

Гриб поражает преимущественно листья. Мицелий паразита проникает в ткань листа, но не сразу убивает клетки растения. Позднее на листьях появляются разрастающиеся некротические пятна и листья опадают.

Цилиндроспорий зимний (C. hiemale) вызывает опасное заболевание косточковых пород: вишни, черешни, алычи (стр. 187). Это листовая пятнистость.

Цилиндроспорий пятнающий (C. maculans) поражает листья шелковицы и распространен в Средней Азии. Пораженные грибом листья непригодны в корм гусеницам тутового шелкопряда.

Цилиндроспорий вязовый (C. ulmi) наносит значительный ущерб вязам и ильмам, вызывая массовое опадение листьев.

В Северной Америке *цилиндроспорий ореховый* (C. juglandis) паразитирует на грецком орехе, а *цилиндроспорий яблочный* (C. pomi) — на яблоках.

Распространена пятнистость хризантем, вызываемая *цилиндроспорием хризантем* (C. chrysanthemi), и пятнистость листьев каштана — возбудитель *цилиндроспорий каштановый* (C. castanicola).

ПОРЯДОК СФЕРОПСИДАЛЬНЫЕ (SPHAEROPSIDALES)

В порядке сферопсидальных (пикнидиальных) грибов в настоящее время насчитывают 750 родов, объединяющих около 6000 видов. У многих представителей этого порядка споровместили-

ща — пикниды — в виде мелких, едва заметных невооруженным глазом шариков (отсюда название порядка — сферопсидальные, что означает шаровидковые).

Наличие пикнид, в которых развиваются конидии, или, как их часто называют, стилоспоры, является основным признаком, объединяющим грибы этого порядка.

Морфологически пикниды сходны с перитециями, а иногда с апотециями аскомицетов. В пикнидах содержатся конидии, а в перитециях и апотециях — сумки с аскоспорами.

Форма пикнид разнообразна, от шаровидных до грушевидных (рис. 251). Иногда пикниды могут быть приплюснутые, блюдцевидные или щитковидные, но всегда обладают хорошо выраженными собственными стенками. Они бывают с отверстием (порусом), с сосочком или с длинным хоботком. Иногда пикниды открываются щелевидной порой.

Споровместилища этих грибов либо развиваются на поверхности субстрата, либо более или менее погружены в него. Иногда пикниды располагаются тесными группами и, срастаясь, образуют сложные, многокамерные споровместилища. Пикниды могут формироваться на воздушном мицелии, в сплетении грибных гиф — в строме или на строме, с которой они срастаются своим основанием.

Окраска пикнид у сферопсидальных грибов от светлой до темной, почти черной. Они могут быть мягкими и твердыми.

По мере развития внутри пикниды, в центре, формируется полость (камера). В споровместилищах сферопсидальных грибов может быть одна или несколько полостей, располагающихся в виде замкнутых камер в строме или в тканях субстрата, обычно с выводковым отверстием на вершине.

У большинства сферопсидальных грибов из слоя клеток, выстилающего внутренние стенки полости пикниды, развиваются конидиеносцы, от которых отчленяются конидии. У некоторых — конидии образуются непосредственно на клетках этого слоя. У одних — конидиеносцы короткие, одноклеточные; у других — многоклеточные, простые или разветвленные. Иногда пикниды имеют склероциальное строение и конидии возникают от 1 до 3 в каждой клетке.

В зрелой пикниде конидии лежат свободно, погруженные в слизь. Форма, размеры, окраска конидий разнообразны и специфичны для представителей каждого рода. Конидии могут быть бесцветными (гиалиновыми) или окрашенными. Они одноклетны, двухклетны или многоклетны. У некоторых имеются придатки или реснички (рис. 252).

Таксономическими критериями для разграничения сферопсидальных грибов на семейства

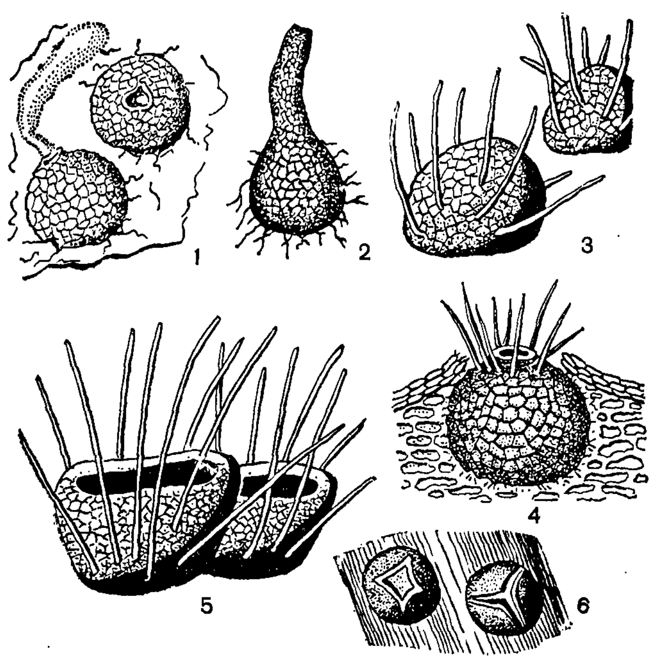


Рис. 251. Пикниды родов:

1 — фома (Phoma); 2 — пленодом (Plenodomus); 3 — хетомелла (Chaetomella); 4 — войновиция (Wojnowicia); 5 — динемаспориум (Dinemasporium); 6 — дисцелла (Discella).

являются внешний вид, цвет, консистенция и прочие особенности пикнид, а на роды — анатомо-морфологическое строение пикнид и конидий. Сферопсидальные грибы распределены в четыре семейства: шаровидковые (Sphaerioidaceae), нектриевидные (Nectrioidaceae), тонкостромовые (Leptostromaceae), эксципулевые (Excipulaceae).

Внутри семейств сферопсидальные грибы группируются в роды, подобно гифомицетам и меланкониальным, на основе окраски конидий, их формы, количества перегородок и их расположения в конидиях.

Среди сферопсидальных грибов можно встретить, во-первых, конидиальные стадии сумчатых грибов, генетические связи которых достоверно установлены; во-вторых, такие виды, у которых еще не доказано существование соответствующей совершенной стадии.

Часто в пределах одного и того же рода сферопсидальных грибов есть виды, в цикле развития которых имеются разные сумчатые грибы. Например, грибы рода *септория* (Septoria) генетически связаны с представителями нескольких родов сумчатых грибов.

С другой стороны, имеются роды, у которых родственные отношения ограничиваются обособленной группой сумчатых грибов: в частности, грибы рода *фомопсис* (Phomopsis) входят в цикл развития многих представителей поряд-

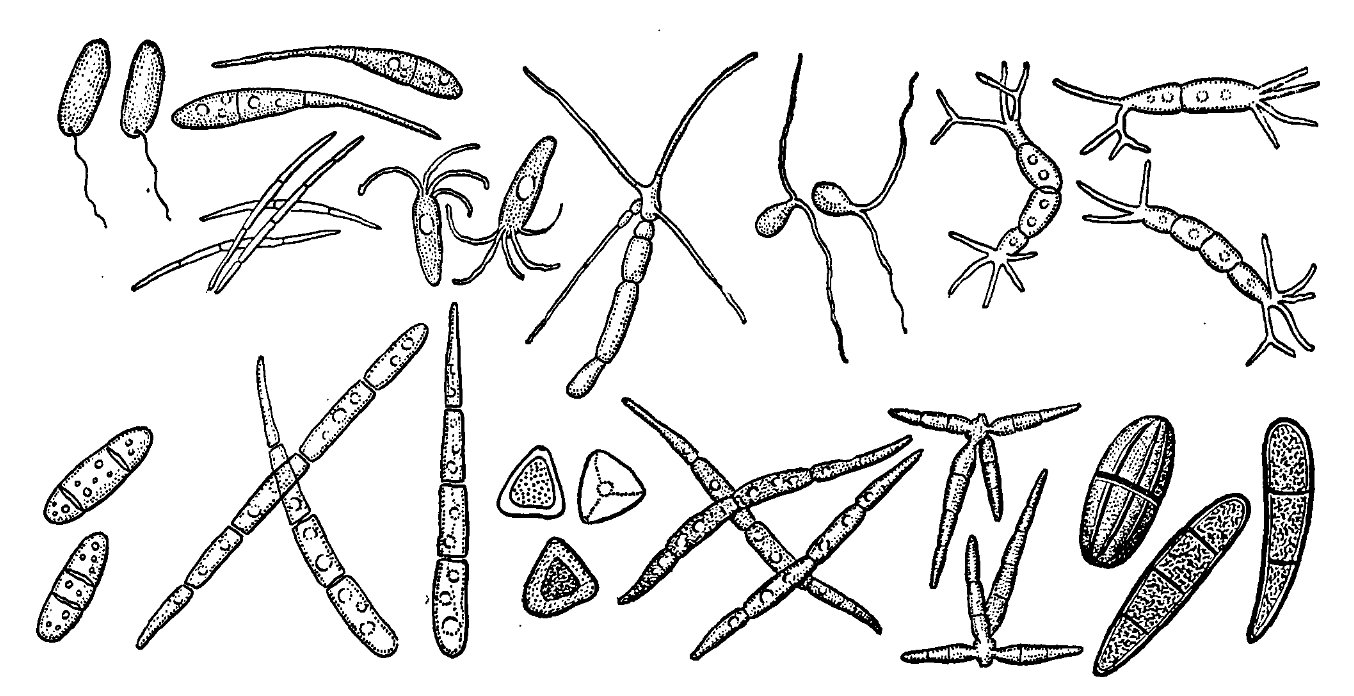


Рис. 252. Многообразие конидий сферопсидальных грибов.

ка диапортовых (Diaporthales). Часто в цикле развития сумчатых грибов чередуются представители разных родов сферопсидальных грибов: например, цикл развития *микосфереллы сныти* (M. aegopodii) включает и *септорию сныти* (S. podagraria), и *филлостикту сныти* (Ph. aegopodii).

Сферопсидальные грибы многочисленны и встречаются во всех уголках нашей планеты (может быть, кроме снежных просторов Крайнего Севера и Антарктиды). Палеонтологи обнаружили остатки пикнидиальных грибов в различных органах лепидодендронов и других вымерших деревьев.

На сохранившихся листьях вымерших растений находят следы пятнистостей, схожих с вызываемыми грибами родов филлостикта и септория. Ископаемые виды сферопсидальных грибов найдены в третичных известняках, на видах ископаемых растений из каменноугольных и пермских отложений в странах Центральной Европы.

В Армении (близ г. Октемберяна) при изучении ископаемых грибов в третичных глинах были обнаружены конидии Ascochytites, Selenophomites, Microdiplodites.

В соответствии с номенклатурой, принятой для ископаемых грибов, к окончанию названия ныне существующего рода добавляют лексический элемент «ites».

Интересно, что некоторые ископаемые грибы морфологически идентичны с ныне живущими формами из семейства Mycrothyriaceae, среди которых имеются представители, генетически связанные со сферопсидальными грибами. Эти факты наталкивают на предположение, что родственные связи между сферопсидальными и сумчатыми грибами могли существовать еще в те далекие геологические эпохи.

Сферопсидальные грибы живут как сапрофиты либо как паразиты. Многие из них вызывают болезни растений. Одни образуют пятна на листьях, другие — на стволах, ветвях, вызывают некрозы, в некоторых случаях приводящие к усыханию пораженных органов. Иногда, под влиянием этих грибов, развиваются «ведьмины метлы» (неправильное ветвление больных ветвей) и махровость цветов. Это вызывает *гапалосферия деформирующая* (Hapalosphaeria deformans) — паразит Rubus dumetorum. Корневую гниль злаков вызывает *войновиция злаковая* (Wojnowicia graminis).

Грибы рода *дарлюка* (Darluca) паразитируют в пустулах ржавчинных грибов, а рода *цицинноболус* (Cicinnobolus) — на мучнисторосяных и пероноспоровых (стр. 442).

На лишайниках паразитируют грибы родов *лихенофома* (Lichenophoma) и *лихеностикта* (Lichenosticta); на водорослях — *септория* (Septoria).

Некоторые грибы таких родов, как *хетомелла* (Chaetomella), *кониотирий* (Coniothyrium), *фома* (Phoma) и другие, обитают в почвах разного типа. Известны сферопсидальные грибы, живущие на субстратах, погруженных в воду,— виды родов фома, *диплодия* (Diplodia) и др.

Некоторые сферопсидальные грибы разрушают промышленные материалы.

Грибы рода *филлостикта* (Phyllosticta) паразитируют на живых листьях высших растений, реже на стеблях или плодах, вызывая округлые, продолговатые или угловатые, часто резко ограниченные от неповрежденной ткани более темной узкой или широкой каймой пятна. Пораженная ткань иногда выпадает и листья оказываются продырявленными.

Пикниды одиночные или тесно скученные, шаровидные, приплюснутые.

Виды филлостикта генетически связаны с сумчатыми грибами, преимущественно из семейства Mycosphaerellaceae. Довольно часто эти грибы представляют одну из несовершенных стадий в сложном цикле развития сумчатых грибов.

В настоящее время известно более 500 видов грибов из рода филлостикта. Они вызывают заболевания растений — филлостиктозы. Чаще они известны на представителях розоцветных, бобовых, сложноцветных и других семейств высших растений.

В пикнидах образуется множество конидий, погруженных в слизистое вещество. При наличии влажности оно набухает и конидии в виде белой, иногда розоватой или сероватой (дымчатой) ленты вытесняются из пикниды. Освобождаясь, лента конидий, склеенных слизью, причудливо изгибается, напоминая завитки спирали. У Phyllosticta antirrhinii — паразита львиного зева — выход конидий из пикниды может продолжаться 23 *мин*, а лента достигает в длину 8 *см*! Попадая на лист, при благоприятных условиях конидии прорастают. Перед прорастанием они набухают, затем на одном или на обоих концах набухших конидий появляются ростковые гифы, которые некоторое время остаются несептированными и растут вдоль поверхности листа. Затем формируются перегородки и гифа проникает в подустьичную полость, а потом дальше в ткань листа. Иногда гифа внедряется в гидатоды, т. е. водные устьица, служащие для выделения капельно-жидкой воды в процессе гуттации.

Грибы этого рода вызывают появление пятен. На них развиваются пикниды, а конидии, образующиеся в них, могут осуществлять вторичное заражение, прорастая и внедряясь в растительную ткань в непосредственной близости от первичных пятен.

Виды рода филлостикта развиваются чаще на вполне сформировавшихся и даже стареющих листьях, но известны случаи, когда они вызывают гибель молодых листьев и всего растения. Так, при филлостиктозе львиного зева поражаются листья, стебли, корневая шейка растений всех возрастов. Филлостикта бересклета, заражая листья 1—2-летних сеянцев бересклета, вызывает желто-коричневую и белую пятнистость листьев, которые засыхают, опадают, а сеянцы погибают.

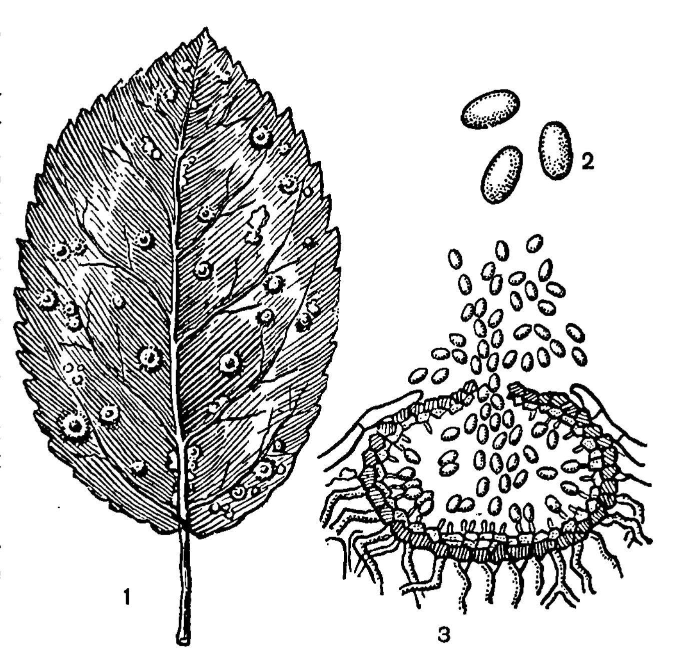


Рис. 253. Филлостиктоз яблони:

1 — пораженный лист яблони; *2* — конидии; *3* — разрез пикниды возбудителя.

Наибольший вред виды рода филлостикта приносят плодовым, плодово-ягодным и техническим культурам. Наиболее вредоносен филлостиктоз яблони, который известен еще под названием «бурая пятнистость» (рис. 253).

Род *фома* (Phoma) объединяет сферопсидальные грибы, характеризующиеся шаровидными, эллипсоидальными, приплюснутыми, погруженными в субстрат, реже выступающими, пикнидами с простым порусом или сосковидным устьицем конической формы (рис. 251). Стенки их темные, тонкие, параплектенхимные. Конидиеносцы простые, расположенные радиально или отсутствуют. Конидии бесцветные, реже слегка желтоватые, одноклетные, разнообразной формы, от яйцевидных до цилиндрических, прямые или согнутые. Грибы этого рода генетически связаны с аскомицетами из родов *лептосферия* (Leptosphaeria), *диапорте* (Diaporthe), *кукурбитария* (Cucurbitaria), *плеоспора* (Pleospora), *офиоболус* (Ophiobolus).

В роде фома насчитывают 200 видов. Они повреждают промышленные материалы, вызывая пятна на штукатурке внутри зданий с повышенной влажностью, разрушая лакокрасочные покрытия, размягчая бетон, например *фома сборный* (Ph. glomerata) и др.

Виды фома могут развиваться на некоторых сортах бумаги и картона.

Они часто изолируются из почвы, из ризосферы разных растений (Ph. artemisiae, Ph. herbarum и др.). Последний гриб обычен на сухих стеблях разных травянистых растений, на отмерших ветвях некоторых кустарников. У него образуются скученные, приплюснутые пикниды с сосочком, в которых развиваются продолговатые или яйцевидные конидии. Эти грибы обладают целлюлозоразрушающей активностью. К ним близок *фома сосновый* (Ph. pinastrella), известный на шишках и на разлагающейся хвое сосны в нижних слоях лесной подстилки.

Многие виды фома совместно с другими грибами образуют экологическую группу мезоскопических грибов, т. е. грибов, развивающихся в подстилке, на отмерших листьях и хвое, как в лесных, так и в степных сообществах.

Фома корня (Ph. radicis) образует микоризу на корнях вересковых и орхидных растений. Гриб этот способен фиксировать азот. К азотфиксаторам относят и *фома свеклы* (Ph. betae) — паразита свеклы. Из почвы также выделяются виды фома, способные развиваться на безазотной среде. Эти грибы относятся к группе олигонитрофилов.

Известны грибы рода фома, развивающиеся в воде рек, озер и морей.

Большинство грибов рода фома — сапрофиты или факультативные паразиты, проводящие часть жизненного цикла на живых растениях, поражая в первую очередь стебли. Болезни, вызываемые этими грибами, называют ф о м о з а м и.

Фома незначительный (Ph. exigua) многояден и известен на растениях сорока шести семейств. Например, гриб вызывает пятнистости стеблей, гнили корней и клубней картофеля и является возбудителем фомозной гнили. При этом на клубнях появляются вдавленные охряно-бурые пятна отмершей ткани с резко очерченным краем, напоминающие след от пуговицы. В пораженной ткани под действием гриба появляются пустоты, заполненные серым войлочным мицелием гриба, а в ткани и на ее поверхности — пикниды с конидиями. При высадке заболевших клубней в поле гриб из клубня переходит в почву и мицелий, развиваясь в корневой зоне, заражает вновь формирующиеся дочерние клубни. Источниками инфекции могут быть растительные остатки с пикнидами, больные клубни, почва. На отмерших частях растений после перезимовки обнаруживаются перитеции сумчатой стадии — *офиоболус пурпуродный* (O. porphyrogenus), аскоспоры также могут заражать растения. Пораженные клубни отличаются плохой лежкостью.

Фома Рострупа (Ph. rostrupii) — возбудитель фомозной гнили моркови (табл. 62). Гриб поражает морковь в поле, заболевание это прогрессирует при хранении. На корнеплодах появляются темные, на разрезе темно-коричневые пятна. На пораженных тканях появляются мелкие черные пикниды. При высадке такой моркови для получения семян либо наступает гибель растений, либо на нижней части стебля, в местах прикрепления листьев, у основания соцветий, на цветоножках появляются темные с лиловым оттенком полосы и пятна с пикнидами. Спороношение гриба развивается и на пораженных семенах. Из зрелых пикнид выходят красными закрученными лентами многочисленные конидии, осуществляющие заражение. Выход конидий и их распространение происходят во влажную и теплую погоду. Инфекция сохраняется в зараженных семенах и растительных остатках в виде мицелия, пикнид и плодовых тел сумчатой стадии — Leptosphaeria lebanoti.

Фома свеклы (Ph. betae) вызывает поражение корней всходов свеклы, зональную пятнистость листьев (крупные, желтовато-бурые округлые пятна с концентрическими полосами) и сухую гниль корнеплодов.

Для борьбы с фомозами необходимо соблюдать севообороты, обеззараживать посадочный материал и протравливать семена, а также уничтожать растительные остатки.

У рода *дейтерофома* (Deuterophoma) кожистые или деревянистые, шаровидные или шаровидно-конические пикниды с сосочковидным устьицем. В них на конидиеносцах развиваются цилиндрические конидии.

Наиболее известна *дейтерофома трахеифиля* (D. tracheiphila), поражающая лимоны, апельсины, грейпфруты, мандарины, трифолиату, бигардию и другие цитрусовые, вызывая инфекционное усыхание, или мальсекко. Отличительным признаком этого заболевания («сухая болезнь») является появление оранжево-красного окрашивания древесины, заметного на изломе больных ветвей. В пикнидах, развивающихся на отмерших частях дерева, под эпидермисом формируется масса конидий. Они выходят из них слизистым шнуром длиной до 1 *мм* (рис. 254). При благоприятных условиях (относительной влажности воздуха от 65 до 95% и температуре от 2—3 до 30—32° С) конидии прорастают. Часть из них через различного рода механические повреждения (даже через мельчайшие поранения от игл соседних ветвей), устьица листьев и т. п. внедряется в растение, а другая гибнет, не осуществив заражения. Инкубационный период равен 48—58 дням при температуре 12,7—22,4° С. Проникая в растения, гриб быстро распространяется по сосудам от места внедрения. Продвижение мицелия опережает появление окра-

шенных пятен. Мицелий гриба может продвигаться по древесине на глубину более 140 *см*, не окрашивая ее. Оранжево-красная окраска как бы сопровождает прохождение мицелия по древесине. Гибель дерева наступает не в результате закупорки мицелием проводящих сосудов, а от отравления растения токсинами гриба.

Основным очагом заболевания считается Италия, но впервые оно было описано в 1894 г. на островах Эгейского архипелага. Впоследствии болезнь стала известна в Палестине, где в 1934 г. полностью погибли плантации лимона. За несколько лет в Италии, в районе Палермо, погибло 60 тыс. деревьев. Столь же опустошительно было появление гриба на Средиземноморском побережье в Турции, Греции, Франции. Предполагается, что к нам возбудитель был завезен в 1936 г. вместе с саженцами из Италии.

У *фомопсиса* (Phomopsis) приплюснутые, чечевицеобразные, шаровидные или конические пикниды с устьицами на вершине. На субстрате они развиваются рассеянно или тесно скученными группами, часто в виде длинных линейных рядов. В отличие от предыдущих родов у грибов этого рода имеется небольшая строма.

Род включает свыше 100 видов. Многие из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов из порядка Diaporthales. Грибы этого рода — паразиты, реже сапрофиты, развивающиеся на листьях и стеблях травянистых растений, на ветках, стволах, листьях деревьев и кустарников.

Фомопсис вексанс (Ph. vexans) — возбудитель сухой гнили (фомопсиоз) баклажан (рис. 255). В СССР он встречается в Западной Грузии. Гриб теплолюбив (оптимум для прорастания конидий 27—37° С, а минимум 8—9° С) и влаголюбив. Он заражает все органы растения в течение всего вегетационного периода. Инкубационный период равен 8—12 дням при температуре 18—20° С; при более высокой температуре он сокращается. Развитие спороношения наблюдается на плодах и пораженных тканях других органов растения. В пикнидах образуются одноклетные бесцветные конидии двух форм — цилиндрические с двумя каплями масла и нитевидные. Гриб зимует в виде мицелия и пикнид в зараженных растительных остатках и семенах.

Для ограничения распространения заболевания рекомендуется не вывозить семена из ареала болезни, а посев производить ввезенными семенами из других районов, соблюдать правила агротехники.

Некроз коры и древесины цитрусовых вызывает *фомопсис цитрусов* (Ph. citri)—возбудитель меланоза, рак ветвей инжира — *фомопсис серею-*

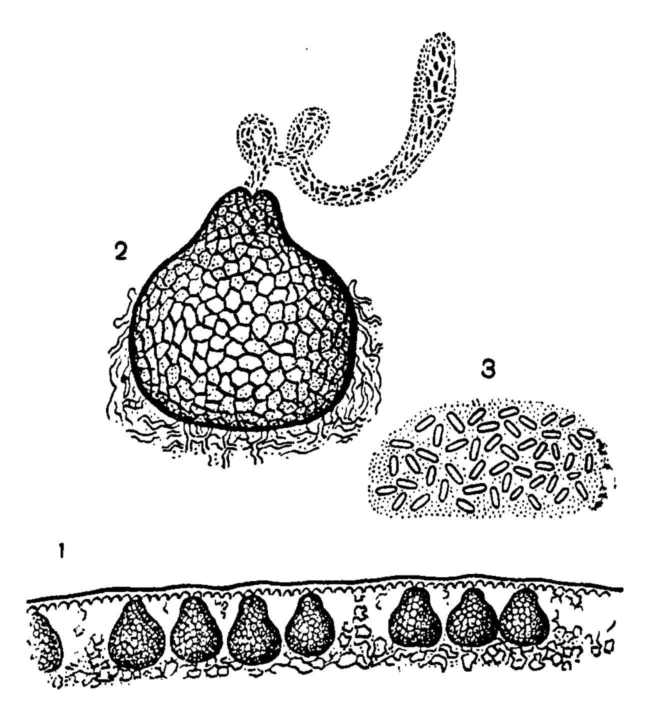


Рис. 254. Возбудитель инфекционного усыхания цитрусовых (Deuterophoma tracheiphila):

1 — пикниды на поперечном разрезе пораженной ветви; *2* — пикнида и конидии, выходящие из нее; *3* — конидии.

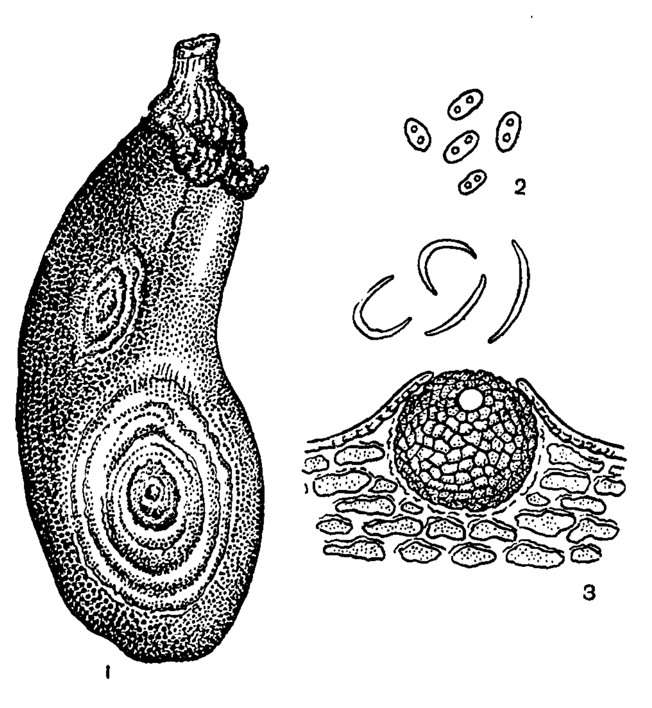


Рис. 255. Фомопсиоз, или сухая гниль, баклажан (возбудитель — Phomopsis vexans):

1 — пораженный плод; *2* — конидии; *3* — пикнида.

щий (Ph. cinerescens) с сумчатой стадией *диапорте сереющий* (Diaporthe cinerescens).

Род *цитоспора* (Cytospora). У грибов этого рода имеется хорошо выраженная строма, напоминающая строму сумчатых грибов рода *вальса* (Valsa). Строма может быть многокамерной, т. е. расчлененной на настоящие камеры (пикниды) с обособленными стенками, или не разделенной на камеры, простая или ложно-многокамерная с сосковидным устьицем. На пораженных органах растений грибы этого рода заметны в разрывах эпидермиса или перидермы в виде различно окрашенных э к т о с т р о м (пластинок или дисков).

Э к т о с т р о м а — верхняя часть стромы, образующаяся вокруг устьица и отличающаяся от эндостромы (нижняя часть погруженная в субстрат) более твердой консистенцией и менее яркой окраской. Эктострома способствует разрыву поверхностных слоев ткани растения-хозяина, обеспечивая выход конидий. Они образуются на конидиеносцах разной формы от простых, не ветвящихся до кустистых. Конидии маленькие, в массе грязно-белые, желтоватые, красные и даже черные, выходящие на поверхность субстрата студенистыми ярко окрашенными тяжами или капельками.

Грибы рода цитоспора входят в цикл развития рода вальса (стр. 157). В роде цитоспора было описано свыше 400 видов. Они развиваются преимущественно на засохших стеблях, ветвях и побегах древесных пород, значительно реже встречаются на стеблях и листьях травянистых растений. В СССР они обнаружены на растениях из 147 родов. Известны отдельные случаи изолирования этих грибов из почв. Наибольшее их количество встречается в умеренных зонах. В тропиках обнаружено всего 33 вида. В Индии известно 9 видов, а во Вьетнаме пока не найдено ни одного.

Цитоспороз, или усыхание косточковых,— широко распространенное заболевание этих культур. Оно известно на абрикосе, персике, черешне. Цитоспороз вызывает гибель всего растения, а не только усыхание отдельных его ветвей. Известно несколько видов рода цитоспора — возбудителей этого заболевания. Они способны легко переходить с одной породы на другую в пределах косточковых культур. Мицелий этих грибов распространяется в коре и древесине, где развивает погруженные стромы, в которых образуются конидии. Во влажную погоду они выходят ярко-оранжевыми, склеенными слизью лентами. Заражение осуществляется главным образом через механические повреждения, и болезнь в зависимости от условий среды прогрессирует. Пораженные деревья в саду отличаются от здоровых крупными разрастающимися язвами в виде потемневшей и отмершей коры. Участки пораженной древесины под язвой имеют вид темно-синей полосы, а на поперечном срезе — вид сектора.

Процесс увядания усиливается при воздействии на деревья засухи, солнечных ожогов, подмерзания и т. п. Гриб не требователен к температуре, и в южных районах заражение косточковых пород возможно даже в зимний период.

Цитоспора Шульцера (C. schulzeri) — один из возбудителей цитоспороза семечковых пород (рис. 256). Пикниды гриба имеют неполные перегородки, и в строме обычно формируется от 2 до 14—17 камер. В них развивается множество мелких, слегка изогнутых конидий. Выбрасывание спор происходит при повышенной влажности в виде оранжево-красной спирали. Гриб заражает растения семейства розоцветных, основной его хозяин — разные виды яблонь.

Грибы рода цитоспора часто поражают тополь, пихту, ель и сосну. Для борьбы с цитоспорозом в садах и парках следует раны на деревьях зачищать и замазывать особыми смесями, а также сильно пораженные деревья уничтожать.

Род *зития* (Zythia). У грибов этого рода шаровидные, мягкие, восковатые, с оболочками светлых тонов (от беловатых до красных) пикниды с бесцветными одноклеточными конидиями. На субстрате пикниды расположены одиночно или группами, в строме или без нее.

Многие виды входят в цикл развития сумчатых грибов: *нектрии* (Nectria), *биаторелли* (Biatorella) и т. д. По образу жизни они — паразиты или сапрофиты.

Наиболее распространен гриб *зития смолы* (Z. resinae), развивающийся на свежей смоле ветвей и стволов сосны, образуя тесно скученные пикниды грязно-красного цвета.

Зития сосновая (Z. pinastri) может развиваться сапрофитно на опавшей хвое и шишках сосны и паразитировать на укороченных побегах этого дерева, вызывая их усыхание. Оранжевые пикниды гриба и выходящие из них золотисто-желтой капелькой конидии особенно хорошо заметны во влажную погоду.

Род *лептотирий* (Leptothyrium) имеет плоские пикниды, внутренняя полость которых прикрыта тонким щитком из параплектенхиматической ткани, без отверстия. При созревании щиток неправильно растрескивается и оттуда выходят одноклеточные бесцветные конидии.

Известно свыше 100 видов грибов этого рода. Они паразитируют на листьях, плодах, ветках, распространены преимущественно в тропиках, хотя встречаются и в умеренной зоне.

Наиболее известен возбудитель «мухоседа» (L. pomi) плодов розоцветных, преимущественно яблок и груш (табл. 62). На пораженных

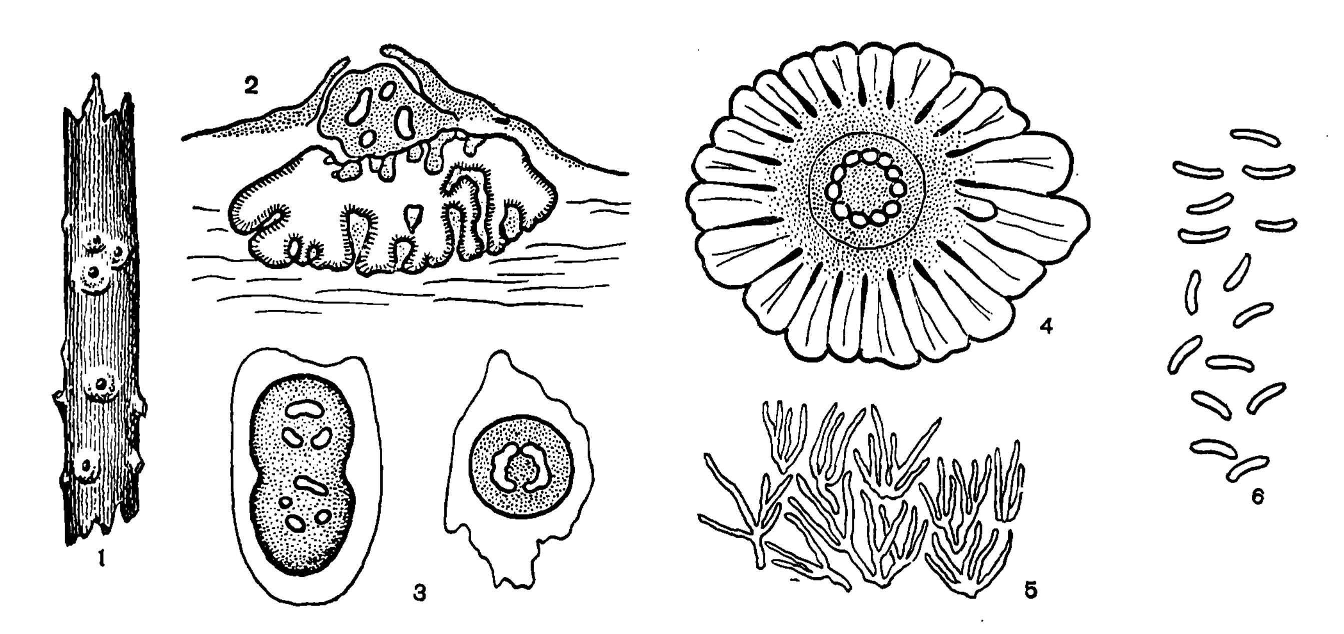


Рис. 256. Цитоспора Шульцера (Cytospora schulzeri):

1 — внешний вид спороношения на ветке яблони; 2 — продольный разрез стромы; 3 — поперечные разрезы через диски; 4 — поперечный разрез стромы; 5 — конидиеносцы; 6 — конидии.

плодах при хранении развиваются многочисленные очень мелкие черные точки, похожие на экскременты мух. Эти точки — скопление мельчайших приплюснутых пикнид гриба. На листьях грецкого ореха развивается *лептотирий ореховый* (L. juglandis), на листьях скумпии — *лептотирий средний* (L. medium).

Роды *динемаспорий* (Dinemasporium), *дотихиза* (Dothichiza) и *дисцелла* (Discella) с одноклеточными бесцветными спорами различаются между собой по строению пикнид. Пикниды у них чашевидные или блюдцевидные. У первого рода они поверхностные со щетинками, у двух последних — погруженные; у дотихизы они закладываются шаровидными, а потом становятся блюдцевидными. Почти все виды — сапрофиты, развиваются на сухих ветках, стеблях и других частях растений.

Динемаспорий злаковый (Dinemasporium gramineum) поселяется на засохших стеблях и листьях разных злаков, в пикнидах у него одноклетные конидии с длинными щетинками по обоим концам.

Среди грибов рода дотихиза известны паразитные формы: *дотихиза ржавая* (Dothichiza ferruginosa) паразитирует на ветвях сосны и периодически вызывает их массовое засыхание. Гриб встречается в Финляндии, Норвегии и в других европейских государствах, в некоторых районах нашей страны.

Д. тополевая (D. populea) — возбудитель рака стволов и ветвей тополя, ясеня, осины. Гриб распространен в полезащитных лесных полосах степной зоны Советского Союза. Часто встречается во Франции, Италии, США.

Кроме родов с бесцветными одноклеточными конидиями, в порядке сферопсидальных грибов имеются и формы с одноклеточными, но окрашенными конидиями.

Род *кониотирий* (Coniothyrium) характерен тем, что пикниды грибов этого рода содержат одноклеточные, дымчатые или оливковые конидии, мелкие, до 15 *мкм* длины, развивающиеся на коротких конидиеносцах. Многие из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов. Среди видов этого рода имеются сапрофиты и паразиты. На листьях агавы паразитирует *кониотирий концентрический* (C. concentricum), а *кониотирий диплодиелла* (C. diplodiella) — паразит винограда. Он зимует на зараженных опавших ягодах, листьях, побегах в виде пикнид, мицелия, склероциев, может сохраняться в почве (рис. 257).

Выживаемость в почве известна и для других представителей этого рода. Например, *кониотирий Фукеля* (C. fuckelii) изолирован из почв умеренных зон и Дальнего Востока. Этот же гриб развивается на сухих частях самых различных растений (малины, крушины, барбариса, лимона и т. д.).

Среди видов этого рода имеются микопаразиты, паразитирующие на плодовых телах грибов и на лишайниках, например *кониотирий лишайниковый* (C. lichennicolum) обнаружен на талломах лишайника *пармелия* (Parmelia) в Полесье.

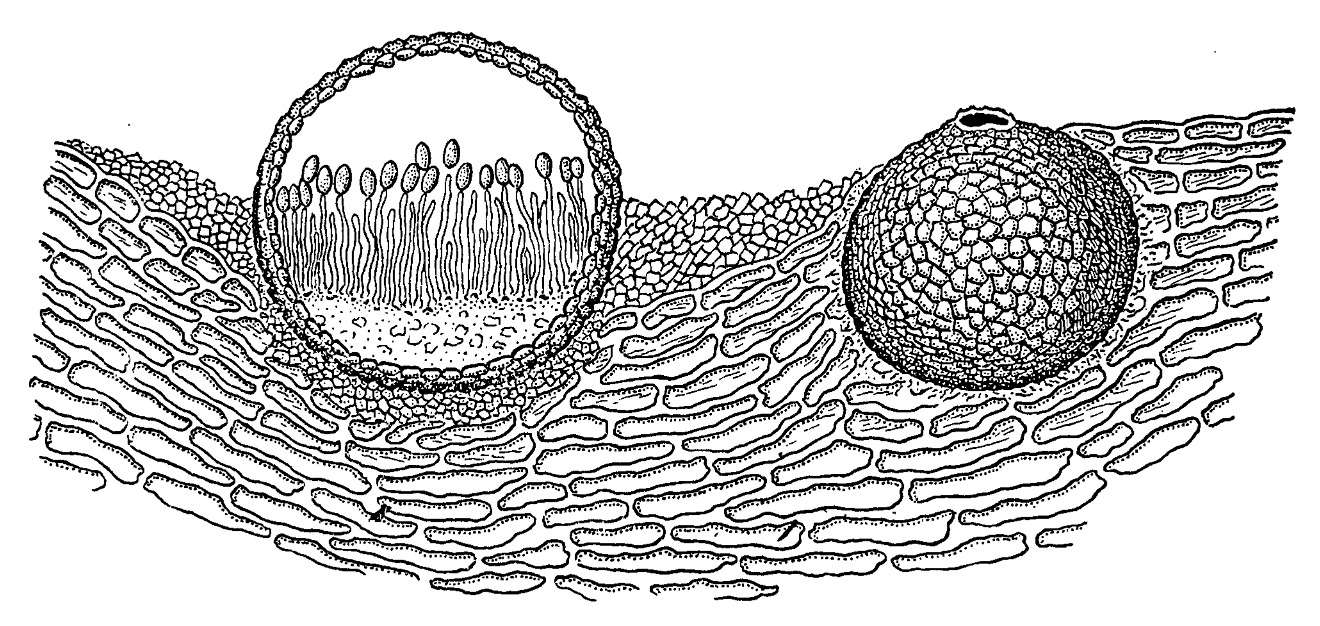


Рис. 257. Возбудитель белой гнили винограда Coniothyrium diplodiella.

Слева — разрез пикниды (видны конидии на конидиеносцах); справа — пикнида.

В природе грибы рода кониотирий активно размножаются. При росте на искусственных питательных средах у некоторых видов наблюдается обратное явление: они длительное время существуют в мицелиальной фазе. Только при облучении мицелия ультрафиолетовым светом происходит сокращение периода вегетативного роста и наблюдается скорейший переход к спорообразованию. Появление спороношения у некоторых видов кониотирия наблюдалось уже через 3 дня после облучения. Эти грибы были одними из первых, на которых было показано, что ультрафиолетовые лучи стимулируют спорообразование у грибов.

Род *сферопсис* (Sphaeropsis) характеризуется шаровидными пикнидами с сосковидным устьицем, в которых развиваются дымчатые или оливковые, яйцевидные или продолговатые конидии. Многие из грибов этого рода являются конидиальными стадиями сумчатых грибов родов *ботриосферия* (Botryosphaeria), *физалоспора* (Physalospora) и т. д. По образу жизни они паразиты или сапрофиты.

Sphaeropsis malorum — возбудитель черного рака плодовых деревьев (табл. 62) и входит в цикл развития *физалоспоры обтуза* (Ph. obtusa). На листьях яблони гриб вызывает коричневую пятнистость, на которой к осени образуются пикниды; на цветках и плодушках поражение напоминает ожог; на плодах — черную гниль. На скелетных сучьях и штамбе появляются красно-бурые вдавленные разрастающиеся пятна. Постепенно кора становится как бы обугленной, откуда и произошли народные названия заболеваний — «ожог», «огневица», «антонов огонь». От обилия пикнид под эпидермисом кора (особенно молодые участки) становится бугристой, напоминая кожу птиц. Затем отмершая, почерневшая кора отпадает, обнажая черную древесину. Гибель дерева может наступить очень быстро (в течение 3—4 лет).

Гриб поражает деревья старше 20 лет и ослабленные неблагоприятными воздействиями окружающей среды. Опыты показали, что пятна черного рака при искусственном заражении за 4 месяца достигали 24 *см* на ослабленных ветках, а на относительно здоровых — 10 *см*. Заражение происходит через морозобойные трещины, места солнечных ожогов, повреждения коры насекомыми и другие раны.

Наиболее восприимчивы — яблоня, менее — груша, айва, поражаются также мушмула, хурма, грецкий орех, благородный лавр, гранат.

Род *аскохита* (Ascochyta) — один из наиболее обширных родов сферопсидальных грибов — включает свыше 500 видов. У грибов этого рода шаровидные или приплюснутые пикниды с простым округлым отверстием (порусом) или с разнообразным по форме устьицем, погруженные в ткань листьев, стеблей, ветвей, плодов или других органов растений. В пикнидах развиваются разнообразные по форме (от цилиндрических до веретеновидных) и размерам конидии, прямые или слегка изогнутые, сначала одноклеточные, потом двухклеточные, иногда трехклеточные, бесцветные или с очень слабой окраской.

Грибы этого рода — паразиты, вызывающие пятнистости разных частей растений, варьирующие по форме и окраске. Болезни, вызываемые ими, называют аскохитозами. Чаще виды грибов рода аскохита паразитируют на растениях бобовых, сложноцветных, розоцветных, пасленовых и т. д. Основная масса видов аскохита — мезофилы, т. е. приуроченные к умеренно влажным и теплым местообитаниям. Среди аскохит есть типично гигрофильные виды, развивающиеся на прибрежных растениях, в условиях повышенной влажности: например, *аскохита водная* (A. aquatica) — на ряске (Lemna minor), *аскохита Бойда* (A. boydii) — на стрелолисте (Sagittaria) и т. д. Есть и ксерофильные виды, обитающие на растениях, произрастающих при недостатке влаги, сухости воздуха, повышенной инсоляции. Среди аскохит имеются виды, заражающие какой-либо один вид растения-хозяина; виды, развивающиеся на растениях из нескольких родов одного семейства; поражающие растения нескольких видов одного рода. Эти грибы развиваются на травах, кустарниках и деревьях. Развиваясь на травах, кустарниках, деревьях, эти грибы характеризуются определенным сезонным циклом развития. Продолжительность вегетации у разных видов различна и колеблется от 4 до 16 недель.

Аскохита гороха (A. pisi) вызывает опаснейшее заболевание всех надземных органов растений (рис. 258, 259). Болезнь проявляется на листьях в виде желтоватых, затем бурых пятен, на стеблях — пятна по цвету такие же, но вытянуты в длину. Семена заболевших растений щуплые, с коричневыми пятнами, иногда все коричневатые. На пораженных участках развиваются пикниды. В цикле развития другого возбудителя аскохитоза гороха A. pinodes имеется сумчатая стадия Didymella pinodes, развивающаяся на подсыхающих пораженных частях растений. Ареал этого гриба достаточно широк, и он встречается везде, где возделывают горох (карта 10).

Развитие пятнистости на бобовых растениях иногда приводит к надламыванию и переламыванию стеблей (A. rabiei, A. fabae и др.), к деформированию их (A. caulicola и др.).

Возбудители аскохитозов сохраняются на послеуборочных зараженных остатках, в пораженных семенах в виде мицелия, пикнид и перитециев (у тех видов, у которых имеется сумчатая стадия).

При наступлении благоприятных условий весной на мицелии развиваются новые пикниды и перитеции, а конидии и сумкоспоры заражают всходы. Конидии распространяются брызгами дождя, каплями росы, насекомыми, токами воздуха.

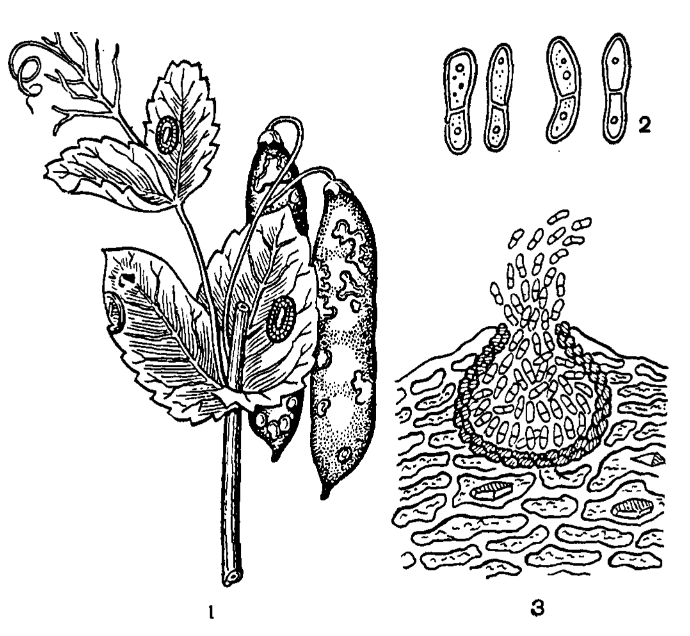


Рис. 258. Аскохитоз гороха (возбудитель — Ascochyta pisi):

1 — пораженные лист и боб гороха; 2 — конидии; 3 — разрез пикниды.

Болезнь приводит к уменьшению густоты стояния растений, их облиственности, снижению урожая и качества семян.

Аскохита огурца (A. cucumeris, табл. 62) (сумчатая стадия Didymella bryoniae) — возбудитель аскохитоза многих тыквенных культур. Заболевание известно как на возделываемых (огурцах, дынях, арбузах, тыкве, люффе и др.), так и на

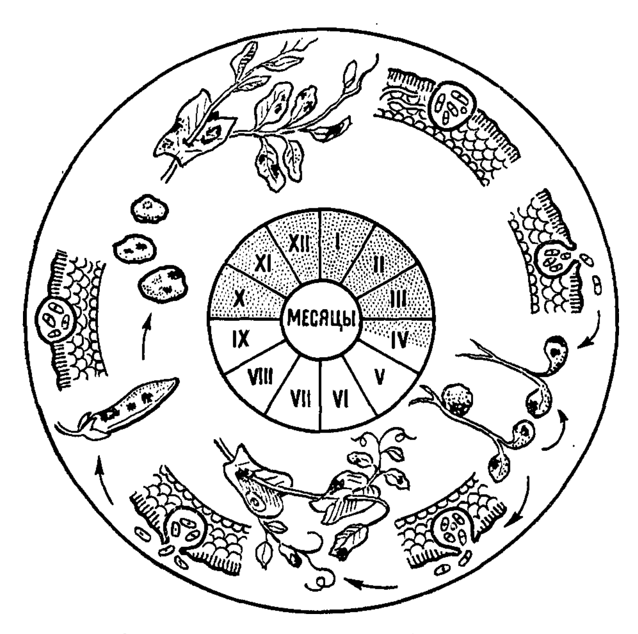
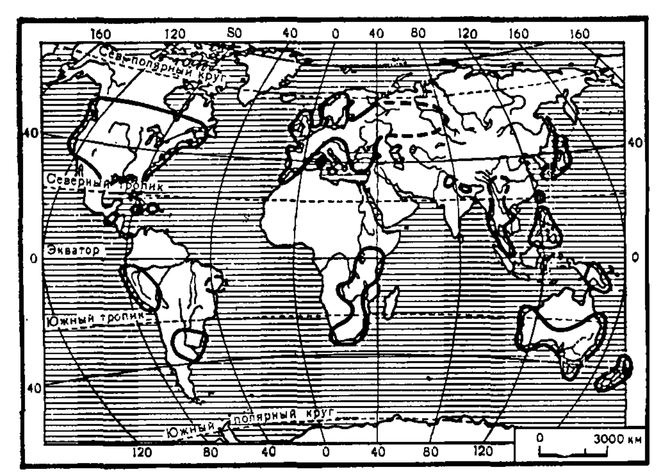
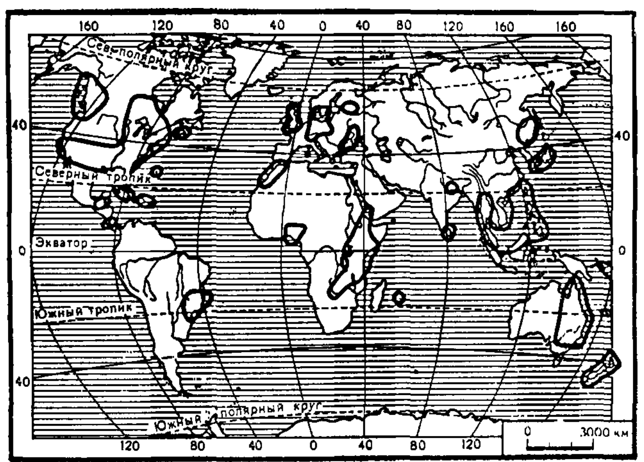


Рис. 259. Схема цикла развития возбудителя аскохитоза гороха (ориг. рис., худ. А. Сидоров).



Карта 10. Ареал аскохитоза гороха.



Карта 11. Ареал аскохитоза тыквенных.

дикорастущих растениях этого семейства, как в открытом, так и в защищенном грунте. Поражаются стебель, боковые побеги, листья, черешки, усы, плодоножки, плоды (табл. 62). Аскохитоз тыквенных — широко распространенное заболевание, известное во многих государствах мира (карта 11). Возбудитель аскохитоза может развиваться при значительных колебаниях температуры (от 10 до 32 °С) и в широких пределах относительной влажности (20—100%). От одного растения к другому инфекция передается во время ухода за растениями, поливными водами, токами воздуха. При наличии заболевания в воздухе теплиц содержится громадное количество конидий — при их улавливании на 1 *мм*^{2} поверхности оседает от 30 до 75 штук. Гриб проникает в растения через ранки, остающиеся после удаления листвы, боковых побегов и другие механические повреждения. Сохраняется гриб в больных растительных остатках и в семенах (зараженность семян одного семенника, полученного с больного растения, достигает 33%, иногда и более).

Аскохита хризантем (A. chrysanthemi) поражает надземные и подземные органы растений. Наиболее восприимчивы соцветия.

Аскохитоз хризантем известен в Европе, Азии (Япония), Африке, Северной Америке, Австралии. В СССР этого заболевания нет.

Злаки также поражаются разными видами аскохита. Их известно 10 видов. Иногда они причиняют значительный ущерб.

Общими мерами борьбы с аскохитозами является уничтожение растительных остатков, тщательное обеззараживание теплиц, где возделывают поражаемые этими грибами растения, соблюдение севооборота. Необходимо сортировать, очищать и протравливать семена, соблюдать правила агротехники и рекомендуемые меры борьбы, которые описаны в специальной литературе.

Двухклеточные окрашенные конидии имеются у грибов рода *диплодия* (Diplodia). Конидии от сероватого до темно-коричневого цвета в массе желто-коричневые, превышающие 15 *мкм* длины. В молодости конидии одноклеточные и напоминают конидии сферопсис. Некоторые из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов *кукурбитария* (Cucurbitaria), *оттиа* (Ottia), *дидимосферия* (Didymosphaeria) и др.

В настоящее время известно до 30 видов этих грибов. Они развиваются на отмерших частях растений, на живых растениях, вызывая их заболевания.

Из грунта морского дна Черного моря, с глубины 5,5 *м*, был изолирован *диплодия таллази* (D. thallasi). Другой гриб — *диплодия травяная* (D. herbarum) — встречается на отмерших стеблях многих травянистых и древесных растений, образует шаровидные, скученные, сначала погруженные, потом выступающие пикниды с оливковыми конидиями.

Из патогенных грибов наиболее известна *диплодия кукурузы* (D. zeae) — возбудитель диплодиоза, или сухой гнили, кукурузы, распространенный в странах Африки (Конго, Кении, Сомали и др.), Азии (Япония), во многих государствах Европы, Америки и т. д. (рис. 260).

Гриб влаголюбив и теплолюбив. Оптимальные условия для прорастания конидий и развития мицелия 20—30 °С, ниже 10° и выше 35 °С гриб не развивается. Вспышки диплодиоза возникают при совпадении высокой температуры и повышенной влажности.

Гриб поражает початки и зерна в них, стебли, листья, корни, проростки.

Возбудитель зимует в виде мицелия и пикнид в заболевших зернах. Он может сохраняться

на зараженных остатках больных растений в почве до трех лет.

Из других видов диплодии можно назвать *диплодию конопли* (D. cannabines) — возбудителя черной точечности стеблей конопли, сопровождающейся размочаливанием стеблей. В пикнидах развиваются слабо-зеленоватые конидии.

Род *стагоноспора* (Stagonospora) объединяет формы с шаровидными пикнидами, в которых развиваются бесцветные конидии с перегородками (от 1 до 5), разнообразные по форме (продолговатые, цилиндрические, веретеновидные и т. д.). Известно свыше 200 видов этих грибов. Многие из них ведут сапрофитный образ жизни, развиваясь на сухих стеблях и листьях растений (травах, кустарниках, деревьях). Некоторые — паразиты.

В пикнидах грибов рода *гендерсония* (Hendersonia) образуются разнообразной формы (от веретеновидной до цилиндрической) конидии с двумя или несколькими перегородками (до 9), от дымчатого до каштаново-коричневого цвета. Крайние клетки таких многоклетных конидий иногда бывают бесцветными. Часто конидии окружены студенистой оберткой. Известно 250 видов этого рода, распространенных повсеместно.

Среди видов гендерсонии есть как паразиты, так и сапрофиты. Они развиваются на травах, кустарниках, деревьях; поражая листья, вызывают преждевременное их засыхание и опадение из-за пятен, покрывающих листовую пластинку. Некоторые из них являются конидиальными стадиями сумчатых грибов.

Из 12 видов рода гендерсония на плодовых деревьях в СССР паразитирует на яблоне H. mali, на листьях ряда пород H. foliorum, где они вызывают пятнистость листьев. Остальные — сапрофиты, поселяющиеся на сухих ветвях плодовых деревьев.

У грибов рода *камароспорий* (Camarosporium) перегородки в конидиях поперечные и продольные. Их известно до 100 видов. Они распространены повсеместно, достигая наибольшего разнообразия в пустынной зоне. Большинство видов — сапрофиты, но среди них имеются паразиты.

На кормовых растениях юга пустыни Кызылкум (изене, терскене, полыни, эбелеке, чогоне и др.) встречается 5 видов камароспориев, отличающихся между собой по ряду микроскопических признаков. Они — паразиты, приносящие значительный вред растениям.

Выживаемости возбудителей камароспориозов в условиях засухи и высокой инсоляции в пустынях способствует наличие толстостенных пикнид, погруженных в ткани растения-хозяина, крупных темноокрашенных конидий. Многие эти черты присущи не только видам родов с темноокрашенными конидиями, наиболее распространенными в пустыне (камароспорий, кониотирий, гендерсония, диплодия), но и видам сферопсидальных грибов со светлоокрашенными конидиями, также часто встречающимся в пустынной зоне (септория, фома, филлостикта).

C. varium вызывает в Алтайском крае заболевание косточковых пород (вишни, абрикоса, черемухи), известное под названием «подпревание». Оно проявляется на деревьях, растущих в местах, где скапливается много снега и он медленно тает. На ослабленные деревья нападает этот гриб, довершая процесс их гибели. В местах поражения заметны довольно крупные пикниды гриба, группами выступающие из-под коры (рис. 261).

В роде *септория* (Septoria) грибы имеют конидии веретеновидные, цилиндрические, игольчатые, прямые или согнутые, бесцветные, с различным числом перегородок или без них. Они развиваются в пикнидах разной формы (от шаровидной до приплюснутой). Грибы этого рода — паразиты, вызывающие на пораженных органах растений пятна, различные по форме, величине и окраске.

Некоторые представители септорий являются конидиальными стадиями сумчатых грибов семейства микосферелловых (Mycosphaerellaceae).

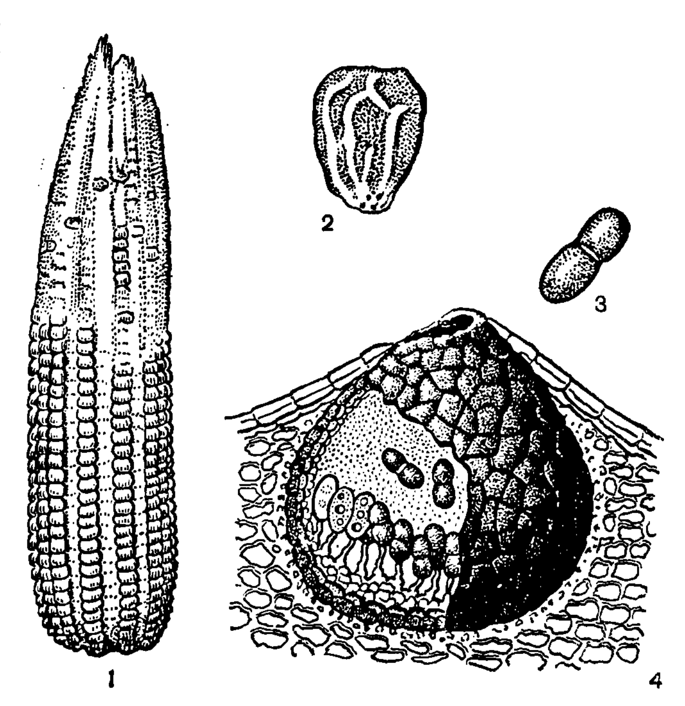


Рис. 260. Диплодиоз, или сухая гниль, кукурузы (возбудитель — Diplodia zeae):

1 — пораженный початок; 2 — пораженное зерно; 3 — конидия; 4 — разрез пикниды (видны конидии на конидиеносцах).

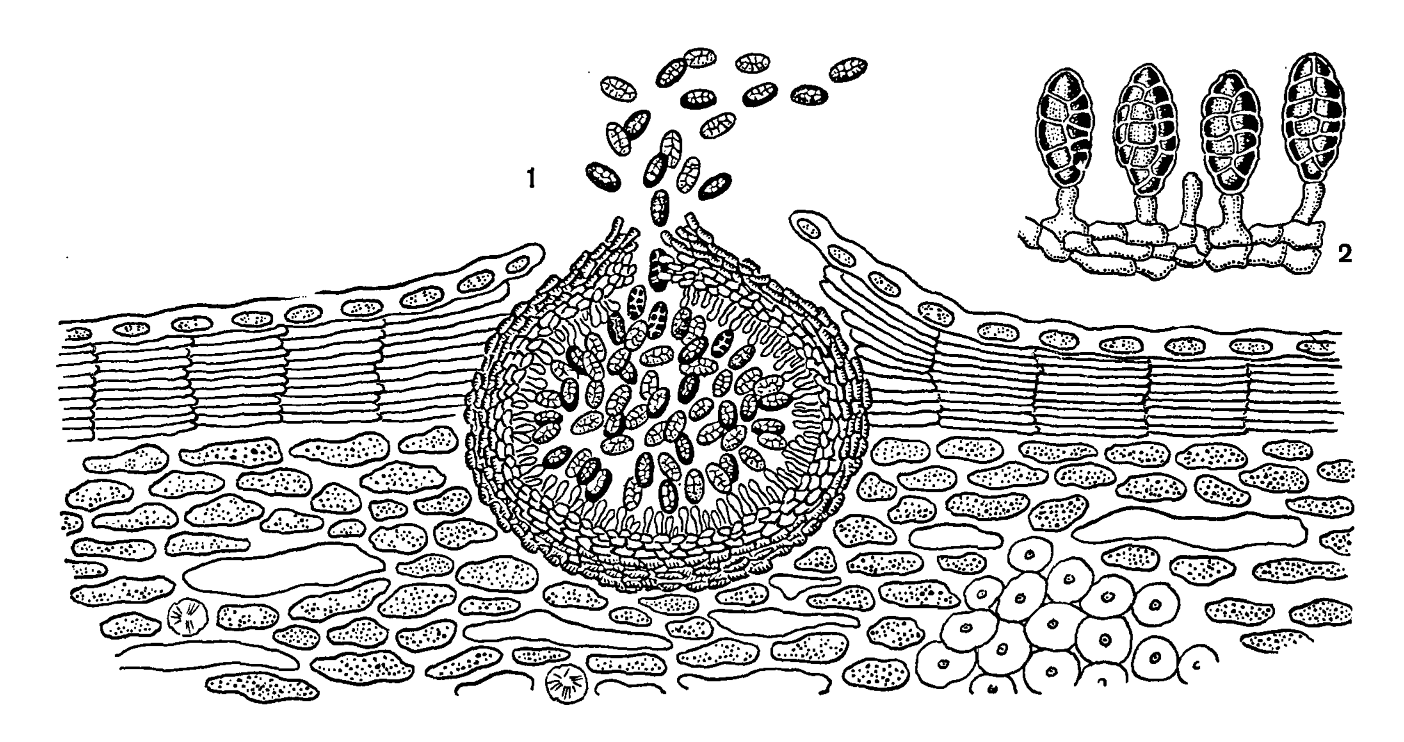


Рис. 261. Возбудитель камароспориоза косточковых пород Camarosporium varium:
1 — разрез пикниды и конидии, выходящие из нее; *2* —конидин на конидиеносцах.

Род септория — наиболее обширен среди сферопсидальных грибов, и в нем насчитывается свыше 1000 видов.

В СССР виды рода септория наиболее изучены на Украине (304 вида), в Эстонии (237 видов), в центральных черноземных областях (245 видов), в Казахстане (223 вида) и в Армении (155 видов) и т. д.

Виды септории чрезвычайно широко распространены по земному шару. Они известны на Крайнем Севере, в знойных пустынях, на равнинах и в горах. Например, *септория альпикола* (S. alpicola) встречается в Норвегии на высоте 1400 *м* над уровнем моря. Она же найдена и севернее 68-й параллели. *Септория щавеля* (S. rumicis) развивается в условиях высоких широт — в Казахстане, Армении, Туркмении и т. д. Такое обширное расселение септории обусловлено большой пластичностью грибов и способностью приспосабливаться к различным экологическим условиям.

Однако наиболее благоприятными для развития септории районами считают места с умеренным, мягким и влажным климатом.

Наибольшее количество видов септорий в разных районах паразитирует на злаках, сложноцветных, губоцветных, розоцветных, зонтичных и т. д.

Все виды септорий обладают определенным ритмом развития и могут вегетировать с ранней весны до поздней осени. Большинство септорий, паразитирующих на травах, листьях кустарников и деревьев, начинают и заканчивают жизненный цикл вместе с растением-хозяином. Наиболее короткий цикл развития у септорий, развивающихся на эфемерах и эфемероидах: например, *септория ветреницы* (S. anemonae) развивается на ветренице лютиковидной (Anemone ranunculoides) и т. д.

Среди септорий — большинство мезофилы. Например, *септория сныти* (Septoria aegopodii) часто развивается на сныти (Aegopodium podagraria) по влажным оврагам, опушкам леса и т. д. Меньшее число видов — ксерофилы. Например, *септория двухклетная* (S. bispora) поражает песчаную осоку (Carex physodes) в пустыне Каракумы, а S. serebranikowii известна на разных видах астрагалов, произрастающих в барханных песках Туркмении и в сухих донских степях. Имеются и гигрофилы. *Септория тростника* (S. phragmitis на Phragmites communis) встречается повсеместно там, где произрастает тростник: по берегам водоемов, болотам, болотистым лугам. S. ascophylla паразитирует на бурой водоросли (Ascophyllum nodosum), распространенной в северных морях.

Некоторые виды нетребовательны к экологическим условиям и развиваются везде, где может расти растение-хозяин.

Среди видов септорий есть как узкоспециализированные, так и широкоспециализированные виды. Болезни растений, вызываемые ими, называются септориозами.

Септориозы злаков проявляются в виде светло-коричневых или бурых пятен на листьях, листовых влагалищах, иногда на колосковых чешуйках (табл. 62). При сильном поражении листья засыхают, а зерна становятся щуплыми или совсем не развиваются. На пораженных органах развиваются пикниды. Листовые септориозы вызывает *септория злаковая* (S. graminis), гибель всходов — *септория пшеницы* (S. tritici), поражение колосковых чешуек и зерна — *септория нодорум* (S. nodorum). Все они заражают и другие органы растений. Известны также *септория овса* (S. avenae), *септория ячменя* (S. hordei) и многие другие. Среди возбудителей септориозов злаков есть и многоядные виды, паразитирующие на разных злаках (например, септория пшеницы).

Возбудители септориозов перезимовывают на отмерших частях больных растений на почве или в почве на небольшой глубине мицелием (иногда в виде склероциев), пикнидами, перитециями (те виды, которые входят в цикл развития сумчатых грибов). В течение лета гриб паразитирует на растениях, образуя несколько поколений пикнид. Конидии, формирующиеся в них, способствуют распространению гриба. Конидии возбудителей септориозов разносятся не только каплями воды, но и насекомыми, и воздушными течениями. Они обнаруживались в воздухе на расстоянии до 100 *м* от посевов и на высоте полутора метров. Максимальное количество их наблюдалось на высоте 45—75 *см*, т. е. на уровне зараженных листьев.

Для борьбы с септориозами рекомендуют протравливание семян и мероприятия, способствующие разложению растительных остатков в почве, и др.

Довольно часто встречаются септориозы дикорастущих и возделываемых растений семейства зонтичных (Umbelliferae). Септориозы съедобных видов зонтичных, употребляемых в свежем виде, не только снижают товарную ценность их, но и ухудшают вкусовые и питательные качества. На пищевых зонтичных известно несколько видов септорий (на сельдерее — S. apii, на петрушке и укропе — S. petroselini, на пастернаке — S. pastinaceae и S. pastinacina, на тмине — S. cari и S. umbelliferarum, на кориандре — только последний гриб и т. д.). Паразитируя на листьях, стеблях, черешках, септории вызывают пятна, варьирующие по форме, цвету и образующие пикниды с характерными для

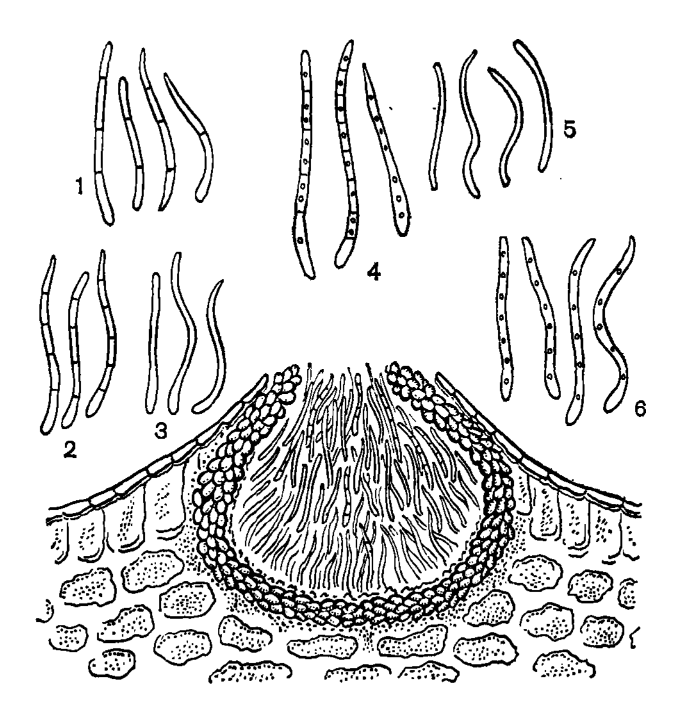


Рис. 262. Возбудители септориоза зонтичных:
внизу — разрез пикниды септории сельдерея (Septoria apii); вверху — конидии различных видов возбудителей: *1* — септория сельдерея (S. apii); *2* — септория тмина (S. cari); *3* — септория зонтичных (S. umbelliferarum); *4* и *5* — септории пастернака (S. pastinacina, S. pastinaceae); *6* — септория петрушки (S. petroselini).

каждого вида конидиями (рис. 262). Во время вегетации растений грибы распространяются конидиями, а зимуют на отмерших частях больных растений мицелием или пикнидами. Некоторые виды сохраняются с семенами.

Септория томатов (S. lycopersici) — возбудитель белой пятнистости. На листьях, стеблях, иногда на плодах, в центре беловатых пятен, окруженных каймой, развиваются пикниды. В цикле развития гриба имеется только конидиальная стадия. В пикнидах в громадном количестве образуются нитевидно-цилиндрические с перегородками конидии. Они отчленяются от одних и тех же конидиеносцев несколько раз. За лето гриб образует несколько поколений, заканчивая жизненный цикл за 8—14 дней. Освобождение конидий происходит только во время дождя или росы, поэтому распространению гриба способствуют высокая влажность воздуха, обилие осадков и умеренная температура (около 20°C). Гриб сохраняется на отмерших листьях и семенах. Возбудитель поражает томаты, редко картофель, баклажан, черный паслен и дурман.

Белую пятнистость флоксов вызывает *септория флоксов* (S. phlogis). Пятна ухудшают внешний вид растений и приводят к преждевременному засыханию их (рис. 263).

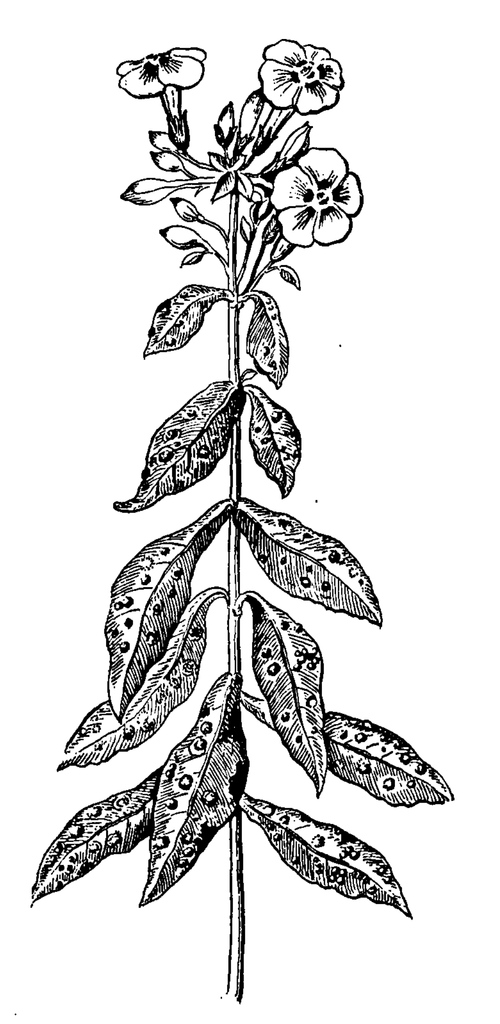


Рис. 263. Септориоз, или белая пятнистость, флокса. Возбудитель — Septoria phlogis.

ПОРЯДОК СТЕРИЛЬНЫЕ МИЦЕЛИИ (MYCELIA STERILIA, ИЛИ AGONOMYCETALES)

Некоторые грибы не образуют никаких спороношений или они у них встречаются очень редко. В цикле их развития имеются только грибница и склероции. Такие грибы называют стерильными мицелиями (Mycelia sterilia).

Род *склеротиум* (Sclerotium). Грибы этого рода вызывают гниль растительных тканей — корней сахарной свеклы, стеблей кукурузы, подсолнечника и других растений. При поражении растений грибом S. bataticola части растений становятся серовато-черными от обильного образования черных мелких (50—150 *мкм*) склероциев, отчего болезнь часто называют угольной гнилью (табл. 64).

Гриб паразитирует на многих растениях, особенно часто на подсолнечнике, где вызывает пепельную гниль, на кукурузе, сорго (угольная гниль) и некоторых других. Склероции этого гриба чаще прорастают мицелием, внедряющимся в растения. Гриб очень теплолюбив, поражает растения при температуре 30—37 °С. Поэтому заболевания от него (склеротиоз) встречаются преимущественно на юге или в годы с жарким летом.

Возбудитель южной склероциальной гнили S. rolfsii поражает арахис, фасоль, томаты, табак, арбузы и многие другие культурные и дикорастущие растения. У них заболевают корневая шейка, корни и нижняя часть стеблей, на которых появляется бурое, быстро разрастающееся пятно, кора стебля разрушается — растение гибнет. Склероции гриба вначале белые, затем темно-коричневые, размером 0,8—1,5 *мм*. Они прорастают в мицелий, заражающий растения. На развивающемся внутри и снаружи больных растений мицелии вновь образуются склероции, они зимуют и на следующий год служат источником заражения растений. За рубежом описана совершенная стадия гриба, но в СССР она не найдена.

В роде *ризоктония* (Rhizoctonia) наиболее известен многоядный гриб *ризоктония картофельная* (R. solani), поражающий многие культивируемые и дикорастущие растения. Гриб вызывает черную паршу картофеля, заболевание всходов сахарной свеклы, хлопчатника, томатов и других растений. На пораженных растениях развиваются мицелий, склероции. Всходы гибнут. Гриб может сохраняться в почве на зараженных клубнях картофеля. Среди R. solani есть много форм, приуроченных к различным растениям или климатическим зонам. Иногда на пораженных растениях развивается базидиальное плодоношение гриба — Thanatephorus cucumeris.

Известны некоторые грибы, у которых есть только мицелий. К таковым относится гриб, живущий в семенах опьяняющего плевела. При прорастании таких семян грибница из них проникает в сеянцы и по мере их роста распространяется по всему растению, заселяя вновь образующиеся семена. Развитию растений грибница не мешает. Гриб, находящийся в семенах плевела, продуцирует токсин темулин, придающий семенам ядовитые свойства. Плевел часто засоряет посевы яровых хлебов, примесь его семян к зерну пшеницы или ржи придает ядовитые свойства муке и выпеченному из нее хлебу.

ЭНТОМОПАТОГЕННЫЕ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ

В отличие от узкоспециализированных грибов из зикомицетов, в частности энтомофторовых грибов, большинство гифальных энтомопатогенных грибов отличается широкой специализацией. Это означает, что они не требуют специфических питательных веществ и могут расти и развиваться на разных субстратах животного и растительного происхождения.

Наиболее распространенные паразиты насекомых — это возбудители так называемой мускардины (от французского слова, означающего «засахаренный фрукт»).

Итальянец А. Басси в 1835 г. впервые описал гриб из рода *боверия* (Beauveria) *боверия бассиана* (B. bassiana) на гусеницах тутового шелкопряда. Пораженные гусеницы были сморщенными и сухими, покрыты белым налетом спор, что делало их похожими на засахаренные фрукты, отчего эта болезнь и получила название белой мускардины. Басси доказал грибное происхождение болезни и ее способность передаваться от одних особей другим. Позже было обнаружено, что, кроме полезного насекомого, каким является тутовый шелкопряд, гриб белой мускардины был найден на многих видах вредных насекомых, таких, как колорадский жук, картофельная коровка, луговой и кукурузный мотылек, вредная черепашка и другие.

По своему географическому распространению он может быть отнесен к космополитам. Считают, что этот гриб находится всюду, где есть насекомые и где обеспечиваются условия температуры и влажности для их существования. Гриб Beauveria bassiana поражает более 175 видов насекомых только в Северной Америке. В СССР гриб поражает насекомых более 60 видов.

Поражая большое количество насекомых, этот гриб может сохраняться в природе в отсутствие основного на дополнительных хозяевах. Отмечено сохранение мицелия со спорами на растительных остатках. Кроме того, широкое распространение его обеспечивается переносом мицелия и спор живыми насекомыми и клещами, иммунными к нему.

Интересное наблюдение сделано М. В. Суздальской о переносе этого гриба живыми личинками златоглазки (Chrysopa ventralis). Личинкам этого вида свойственно делать чехлик на спинной поверхности. Замечено, что личинки отрывают челюстями куски мицелия со спорами B. bassiana от трупов насекомых и накладывают его себе на спину наподобие белой шубки. После линьки личинок грибной чехлик возобновляется.

При движении личинки златоглазки рассеивают споры, заражая восприимчивых насекомых. Личинки в большом количестве ползают по деревьям, лесной подстилке, хорошо заметные невооруженным глазом благодаря белому пушистому чехлику.

Другой гриб — *боверия тонкая* (B. tenella) — поражает преимущественно жуков (западный и восточный майские хрущи, картофельная коровка). Он несколько хуже растет на питательных средах, требуя добавки витаминов. От первого вида B. tenella отличается более пушистым мицелием и удлиненной формой конидий (у B. bassiana они в массе шаровидные). Интересно, что B. bassiana и некоторые другие гифальные грибы становятся жертвами паразитизма сумчатых грибов. Так, B. bassiana в естественных условиях поражается сумчатым грибом Melanospora parasitica.

Среди энтомопатогенных грибов этого порядка представляет большой интерес возбудитель зеленой мускардины — гриб *метаризиум* (Metarrhizium anisopliae), впервые найденный и описанный в качестве паразита хлебного жука И. И. Мечниковым. Можно с полным правом считать, что открытие этого гриба и последующие опыты его массового размножения и заражения хлебного жука и свекловичного долгоносика, проведенные совместно с И. Красильщиком, положили начало исследованиям по микробиологическому методу борьбы с вредными насекомыми во всем мире.

Возбудитель зеленой мускардины поражает более 70 видов насекомых, из которых 34 вида относятся к жукам и только 5 — к чешуекрылым. M. anisopliae выделяет токсины, которые обладают специфическим действием в отношении насекомых. Два токсина этого гриба, называемые деструксинами А и В, тщательно изучены японскими учеными. Установлен их химический состав. Недавно было сообщено американскими авторами, что эти токсины способны убивать кровососущих комаров при внесении их в водоемы.

Из грибов, имеющих большое значение в ограничении численности вредителей цитрусовых, главным образом кокцид, следует назвать грибы рода *цефалоспориум* (Cephalosporium). Гриб Cephalosporium lecanii широко распространен в нашей стране в субтропических районах, а также на Сахалине

Рис. 264. Цефалоспориум (Cephalosporium) на восковой ложнощитовке.

Рис. 265. Поражение саранчи аспергиллезом.

на многих видах ложнощитовок, преимущественно подсемейства Lecaniinae. Гриб Cephalosporium lecanii покрывает белым или желтовато-белым налетом тело мягких щитовок и выступает в виде белого ореола вокруг тела щитовок с плотным щитком (рис. 264).

Опыты, проведенные в довоенный период в Аджарии по борьбе с ложнощитовками на цитрусовых, показали, что Cephalosporium lecanii — эффективное средство борьбы с этими вредителями. Один из видов цефалоспориума описан как возбудитель микоза личинок кукурузного мотылька.

Особую группу патогенов насекомых составляют грибы рода аспергилл (Aspergillus). Эти грибы в основном типичные сапрофиты (стр. 387). Они в определенных условиях способны развиваться и плодоносить в тканях живых насекомых, выделять токсины, вызывая их гибель с типичными симптомами.

В опытах с использованием 20 видов рода Aspergillus с инъекцией в полость тела куколок павлиноглазки (Platysamia cecropia) по 0,05 *мл* густой суспензии спор А. З у с м а н о м было показано, что только 5 видов патогенны для этого насекомого: A. flavus-oryzae, A. niger, A. fumigatus, A. tamari и A. flavipes. Эти грибы поражают представителей 7 отрядов насекомых: Homoptera, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Isoptera, Thysanura. Кроме того, поражались клещи. Жуки оказались устойчивее. Наиболее часто отмечается аспергиллез саранчовых (рис. 265), в частности пустынной и азиатской саранчи. В качестве новых хозяев для аспергиллов в лабораторных условиях отмечены термиты (Reticulitermes virginicus) и постельный клоп (Cimex lectularius).

Грибы проникают в тело насекомых через покровы, используя для этого свое «оружие» в виде ферментов, выделяющихся при прорастании спор. Из ферментов наибольшее значение имеют хитиназа, протеаза, липаза. Кроме того, в этом процессе помогает механическое давление, образующееся при росте ростковой трубки. Более специализированные паразитные грибы образуют особые булавовидные утолщения, называемые а п п р е с с о р и я м и, через которые проникают внутрь кутикулы насекомого-хозяина. Полусапрофитные грибы-аспергиллы таких утолщений не образуют. Это дает основание предположить, что они проникают в организм насекомого через дыхальца, что подтверждено экспериментально. Таким образом, механизм проникновения грибов через покровы насекомого различен в зависимости от степени специализации паразита. На модели из пластинок парафинированного воска различной твердости и толщины показано, что гифы гриба Paecilomyces farinosus могут проникать через пластинки из воска с точкой плавления 45 °С при толщине их от 5 до 30 *мкм*, тогда как воск с точкой плавления 54 °С гифы гриба пронизывают в том случае, если пластинки толщиной не более 15 *мкм*, а через воск с точкой плавления 58 °С гифы совсем не прорастают. При этом во всех случаях, где были обнаружены гифы, они выходили из аппрессориев на верхней поверхности восковой пластинки, не проникая через нее. Это показывает, что относительно специализированные грибные паразиты типа мускардинных грибов могут проникать через восковой слой эпитикулы, если он не содержит ингибирующих веществ.

Проникнув внутрь тела, патогенные грибы сравнительно скоро (через 32—48 *ч*) заполняют полость тела одноклеточными фрагментами мицелия (гифенные тела, бластоспоры), свободноплавающими в гемолимфе и размножающимися делением и почкованием. Считают, что в основном губительное действие грибов на насекомых заключается в блокировании циркуляции гемолимфы, которое ведет к последующему разрушению тканей тела.

Летальное действие грибов на насекомых также объясняют действием токсинов.

Способность мускардинных грибов расти в сапрофитных условиях позволяет выращивать их на доступных питательных средах разного состава. Успешно размножались в значительных количествах грибы Beauveria bassiana, Metarrhizium anisopliae, Cephalosporium lecanii, выращенные на ломтиках картофеля, на пивном сусле. Эти грибы использовались в полевых условиях в борьбе с вредителями растений путем опрыскивания споровой суспензией и опыливания чистыми спорами.

Наибольшую известность получил разработанный в 60-х годах Украинским институтом

защиты растений препарат боверин на основе гриба Beauveria bassiana. Пока он рекомендован в сочетании с сублетальными дозами ядов для борьбы с колорадским жуком. Однако испытывался этот препарат на широком круге вредителей, многие из которых оказались высоковосприимчивыми к этому грибу.

Среди гифомицетов известны энтомопатогенные грибы родов Hirsutella, Hymenostilbe, Synnematium. Кроме насекомых, они поражают пауков и клещей. Эти грибы характеризуются образованием на пораженных насекомых длинных выростов — к о р е м и й, представляющих собой сросшиеся конидиеносцы. Коремии в виде цилиндра или булавы выходят из различных участков тела хозяев — из сочленений ног, кончика брюшка; иногда рассеяны вдоль тела в виде маленьких бугорков (рис. 266). Мицелий поверхностный или внутрисубстратный, бесцветный или темноокрашенный. Конидии возникают на верхушке коремий, где свободные концы конидиеносцев, обособляясь друг от друга, образуют своеобразную головку коремий. Конидии одноклеточные, бесцветные, одиночные, веретеновидные, изогнутые, цилиндрические, узкоовальные.

Род *гирзутелла* (Hirsutella) включает 15 видов паразитов насекомых и клещей. Эти грибы раньше относили к классу базидиальных. Во Флориде многие грибы рода гирзутелла связаны со щитовками подсемейства диаспидиновых (Diaspidinae), другие паразитируют на ржавом клещике (Phyllocoptruta oleivora).

Некоторые грибы родов *гименостильбе* (Hymenostilbe) и *гирзутелла* (Hirsutella) являются конидиальной стадией сумчатых грибов, в частности рода *кордицепс* (Cordyceps). Например, гриб Hymenostilbe lecaniicola — конидиальная стадия гриба Cordyceps clavulata, паразитирующего на ореховой ложнощитовке.

Грибы этих двух родов описаны на членистоногих в Великобритании и США. В Советском Союзе Э. З. К о в а л ь нашла несколько видов гименостильбе и гирзутеллы (Hirsutella neovolkiana) в Приморском крае. Несколько неопределенных видов этого семейства отмечено в Сахалинской области.

Грибы рода гирзутелла привлекают внимание ученых высокой биологической активностью. Они выделяют в среду продукты метаболизма, относящиеся преимущественно к полисахаридам.

В последнее время в Канаде проведены удачные опыты по глубинному культивированию грибов Hirsutella gigantea и H. thompsonii в средах, содержащих глюкозу, дрожжевой экстракт и минеральные соли.

Интересные виды энтомопатогенных грибов известны в порядке сферопсидных.

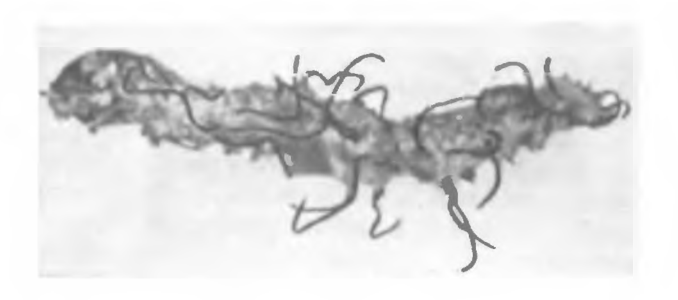


Рис. 266. Коремии гирзутеллы гигантской (Hirsutella gigantea) на гусенице хвоевертки (в в е р х у) и рост колонии этого гриба вокруг пораженной куколки насекомого.

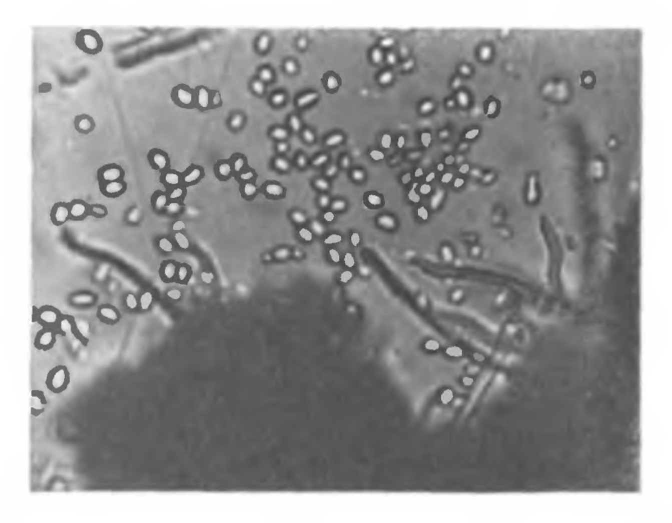


Рис. 267. Пикнида гриба рода кониотирий Coniothyrium piricolum с выходящими из нее конидиями на калифорнийской щитовке.

Гриб Coniothyrium piricolum широко распространен в качестве паразита калифорнийской щитовки. Он впервые был отмечен в нашей стране (Закарпатье, Краснодарский и Ставропольский края, Молдавия, Карачаево-Черкесская АО), позже выявлен в Корейской Народно-Демократической Республике. Пораженные этим грибом щитовки мумифицируются и покрываются пикнидами (по 4—6 на щитовке), выступающими по краю тела щитовки в виде темных луковиц. В воде пикниды лопаются, и из устьиц выходят конидии (рис. 267).

Гриб хорошо растет в культуре, образуя сажистый налет с обильным образованием пикнид. В 1962 г. начаты испытания препарата из гриба *кониотирий* (Coniothyrium) в садах для борьбы с калифорнийской щитовкой. Наилучший результат получен от применения этого препарата в сочетании с 1%-ным препаратом «ЗО». Гибель щитовки составила 50,8% по сравнению с необработанным контролем, где отмечено только 15% погибших вредителей. Установлена возможность накопления гриба на участке после обработки.

Большой интерес представляет гриб рода *ашерсония* (Aschersonia). Он является конидиальной стадией сумчатого гриба рода *гипокрелла* (Hypocrella). Общее количество видов этого рода превышает 60.

В нашей стране ашерсония не найдена. Для разработки биологического метода борьбы с цитрусовой белокрылкой, которую она поражает в других странах, в Советский Союз были завезены грибы с острова Тринидад, из Китая, Вьетнама и Кубы. Опыты, проведенные с грибами рода ашерсония в нашей стране, показали перспективность использования в биологической борьбе паразитов насекомых путем их интродукции в очаги завезенных вредителей, не имеющих врагов в новых для них районах. Так, внесенные впервые вслед за быстро размножившейся белокрылкой грибы рода Aschersonia (A. placenta, A. aleyrodis, A. confluens, A. flava) распространились по цитрусовым плантациям и поразили большое количество вредителя. Гибель личинок вредителя после опрыскивания грибной суспензией в благоприятных условиях достигла 80%.

МИКОФИЛЬНЫЕ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ

Микофильные грибы, обитающие на других грибах,— обширная экологическая группа, включающая не менее 1500 видов. В нее входят представители всех классов грибов, однако наиболее широко микофилы представлены в таких группах, как некоторые хитридиомицеты (стр. 23), семейства пиптоцефаловых и димаргарисовых из порядка мукоровых (класс зигомицеты, стр. 71), порядок гипокрейных из класса аскомицетов (стр. 159) и другие. Большое их число относится и к классу дейтеромицетов.

Микофильные дейтеромицеты широко распространены в разных климатических зонах земного шара. Многие виды из этой группы — космополиты, например хорошо известный паразит на ржавчинных грибах *дарлюка нитчатая* (Darluca filum). Другие обитают в умеренной зоне обоих полушарий. Особенно богато и разнообразно представлена эта экологическая группа грибов в тропиках, в условиях теплого и влажного климата.

Дейтеромицеты-микофилы встречаются на грибах из различных таксономических и экологических групп. Их можно легко обнаружить на крупных плодовых телах базидиомицетов и аскомицетов, на склероциях и стромах различных грибов, на многих грибах — паразитах растений (ржавчинных, мучнисторосяных, головневых и др.). Многие грибы, обитающие в почве, например виды из рода триходерма, *ризоктония картофельная* (Rhizoctonia solani), некоторые пенициллы, способны паразитировать на других почвенных грибах. В этом отношении они немного напоминают хищные грибы. Развиваясь сапрофитно в почве или на растительных остатках, микофилы получают дополнительное питание из мицелия других грибов.

По характеру взаимоотношений с грибами-хозяевами группа микофильных дейтеромицетов очень разнородна. В нее входят как паразиты, так и сапрофиты, развивающиеся преимущественно на отмерших плодовых телах грибов или на некротизированной ткани растений вокруг спороношений фитопатогенных грибов. Представители последних довольно часто встречаются в природе. На старых, высохших шляпочных грибах часто можно заметить оливковый или черновато-зеленый бархатистый налет, образованный конидиеносцами и конидиями различных грибов из рода кладоспорий. Некоторые пенициллы, например *пеницилл Тома* (Penicillium thomii), также часто встречаются на плодовых телах гименомицетов, образуя на них зеленовато-голубой порошистый налет. На старых эцидиях и уредопустулах многих ржавчинных грибов часто встречается темный налет мицелия и спороношений сапрофитных видов из родов альтернария, кладоспорий и др. Все эти микофилы — типичные сапрофиты, встречающиеся на разнообразных растительных

субстратах или в почве и способные также заселять уже отмершие части грибов.

Микофильные грибы, паразитирующие на других грибах, называют микопаразитами. Для микопаразитов же, обитающих на фитопатогенных грибах, часто используют название сверхпаразиты или гиперпаразиты. Микопаразитизм у дейтеромицетов известен давно. А. де Бари еще в 1870 г. описал пикнидиальный гриб *цицинноболюс Цезати* (Cicinnobolus cesatii), паразитирующий на мучнисторосяных грибах. Однако интенсивное изучение этой экологической группы грибов было начато только в 30-х годах нашего века. Повышенный интерес к микопаразитам, особенно в последние годы, объясняется несколькими причинами. Представители этой группы — естественные враги многих фитопатогенных грибов, например ржавчинных и мучнисторосяных. Разработка биологических методов борьбы с болезнями растений при помощи гиперпаразитов требует их широких флористических исследований, выяснения их роли в биоценозах, в регуляции численности популяции фитопатогенных грибов. Изучение многих микопаразитов показало, что система микопаразит-хозяин — очень удобная модель для исследования основных принципов паразитизма у грибов. Они быстро растут в культуре, их легко выращивать в строго контролируемых условиях. Наконец, некоторые микопаразиты образуют антибиотики, подавляющие развитие грибов, а также ферменты, разрушающие их клеточные стенки (хитиназа, глюканазы). Один из антибиотиков микопаразитов — трихотецин — уже производит промышленность, и его применяют в растениеводстве и животноводстве для борьбы с болезнями, вызываемыми грибами. Ферменты микопаразитов в будущем смогут найти применение в промышленности для разрушения клеточных стенок грибов и повышения усвояемости грибов.

Как и грибы — паразиты высших растений, микопаразиты различаются по характеру питания. Одни из них могут питаться только содержимым живых клеток хозяина, и поэтому их называют биотрофными микопаразитами. Другие сначала убивают клетки хозяина, образуя антибиотики или ферменты, а затем питаются содержимым отмерших клеток. Эту группу микопаразитов называют некротрофными микопаразитами. Граница между этими двумя группами микопаразитов не всегда четка. Известны микопаразиты (цицинноболюс Цезати, ризоктония картофельная и др.), гифы которых внедряются в живые клетки хозяина и в течение некоторого времени существуют биотрофно, однако позднее убивают эти клетки и живут как некротрофы. Обычно биотрофные микопаразиты довольно узко специализированы, а нектотрофы имеют широкий круг хозяев. Однако из этого правила есть исключения. Так, биотрофный микопаразит *стефанома буроспоровая* (Stephanoma phaeospora), обнаруженная на грибе из рода фузариум, может паразитировать на грибах из классов аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов.

Биотрофные микопаразиты преобладают среди микофильных хитридиомицетов и зигомицетов. Но лишь у немногих микофильных дейтеромицетов обнаружен биотрофный, хорошо сбалансированный характер паразитизма. Одни из них довольно широко распространены в природе, как *гонатоботрис простой* (Gonatobotrys simplex), паразитирующий на альтернариях, другие встречаются редко. Например, *гонатоботриум бурый* (Gonatobotryum fuscum) обнаружен только в Англии и в штате Западная Виргиния в США на видах рода *цератоцистис* (Ceratocystis), а *калькариспориум паразитический* (Calcarisporium parasiticum) — только в США на *дотиорелле дубовой* (Dothiorella quercina). Немногочисленность известных сейчас биотрофных дейтеромицетов объясняется прежде всего тем, что их довольно трудно обнаружить в природе и получить в культуре, где они растут только в присутствии хозяина или на средах специального состава.

У биотрофных дейтеромицетов обнаружен своеобразный характер взаимодействия гиф паразита и хозяина. В отличие от биотрофных хитридиомицетов и зигомицетов, они никогда не внедряются в клетки хозяина; их контакты с гифами хозяина всегда имеют экстрацеллюлярный (внеклеточный) характер. Это так называемые контактные микопаразиты. Они образуют абсорбтивные (питающие) гифы различного строения, устанавливающие контакт с клетками хозяина, не внедряясь в них. Механизм питания при таком контакте неизвестен. Предполагают, что в зоне контакта гиф паразита и хозяина повышается проницаемость цитоплазматической мембраны клеток последних и происходит поглощение их метаболитов клетками паразита. Строение абсорбтивных гиф различается у разных видов контактных микопаразитов. Так, у калькариспориума паразитического образуются специальные контактные, или буферные, клетки, гонатоботрис простой обвивает своими гифами гифы хозяина, образуя контактные веточки, а стефанома буроспоровая образует характерные группы контактных клеток, так плотно охватывающие гифы хозяина, что их трудно отделить даже препаровальной иглой.

В природе биотрофные паразиты не могут развиваться в отсутствие своего хозяина. Поэтому у некоторых из них в процессе эволюции

выработались специальные приспособления, облегчающие контакт с его гифами. Споры калькариспориума паразитического и гонатоботриса простого не прорастают в воде и на обычных питательных средах, а только в присутствии хозяина, экстракта из мицелия грибов и некоторых растительных продуктов. У первого прорастающие споры образуют лишь очень короткие ростковые трубки, однако гифы хозяина обнаруживают положительный хемотропизм и растут по направлению к ним. Такой тропизм у гиф хозяина наблюдается при микопаразитизме очень редко. Чаще встречается другой тип тропизма — гифы паразита или ростковые трубки его спор растут по направлению к гифам или спорам хозяина. Он обнаружен у некоторых некротрофных дейтеромицетов, например дарлюки нитчатой, и у биотрофных зигомицетов.

Биотрофные дейтеромицеты контактного типа не растут на обычных питательных средах в отсутствие хозяина. Для их развития необходимы витамины и ростовой фактор микотрофеин, содержащийся в мицелии многих грибов. Если к синтетической питательной среде с глюкозой добавить водный экстракт из мицелия грибов, содержащий микотрофеин, на такой среде хорошо растут калькариспориум паразитический, гонатоботрис простой и *гонатородиелла Хайли* (Gonatorohodiella highlii).

Как и сбалансированные паразиты высших растений, биотрофные микопаразиты не вызывают быстрой гибели хозяина, а только замедление его роста.

Большинство дейтеромицетов-микопаразитов относится к группе некротрофов или паразитов смешанного типа. У многих из них характер паразитизма пока не установлен. Некротрофные микопаразиты и микопаразиты смешанного типа, вызывающие быстрое разрушение клеток хозяина, не образуют специализированных абсорбтивных структур типа гаусторий или контактных клеток. Контакт с клеткой хозяина осуществляется у них как путем образования неспециализированных внутриклеточных гиф, так и экстрацеллюлярно, причем гифы паразита плотно обвивают гифы хозяина. Нередко у одного и того же микопаразита наблюдаются оба типа контакта с хозяином. Дарлюка нитчатая — гиперпаразит на многочисленных ржавчинных грибах — обычно образует экстрацеллюлярные гифы, но в некоторых случаях ее гифы внедряются в уредоспоры хозяев. Биохимические основы взаимодействия гиф паразита и хозяина пока не выяснены. Вероятно, внедрению гиф паразита в клетки хозяина предшествует лизис клеточных стенок последних. Многие некротрофные паразиты вызывают быстрый лизис клеточных стенок гиф хозяина. У некоторых из них обнаружены ферменты, гидролизующие полимеры клеточных стенок грибов — хитин и различные глюканы. В культурах *триходермы зеленой* (Trichoderma viride), например, образуются хитиназа и две глюканазы, а у *кониотирия минитанс* (Coniothyrium minitans), паразитирующего на склероциях грибов,— хитиназа и глюканазы, гидролизующие полисахарид склероциев — склеротан.

Большую роль в жизни многих некротрофных микопаразитов играют образуемые ими антибиотики. Такие грибы, как *трихотециум розовый* (Trichothecium roseum), *глиокладиум розовый* (Gliocladium roseum), *вертицилл гемилейи* (Verticillium hemileiae), некоторые виды из рода триходерма, образуют антибиотики, убивающие мицелий других грибов, и используют его в качестве питательного субстрата.

Некротрофные паразиты вызывают быструю гибель пораженных структур хозяина, сильно замедляют или полностью подавляют его развитие. Развиваясь на спорообразующих структурах грибов, они часто ограничивают их спороношение и снижают жизнеспособность или вызывают гибель образующихся спор. Представители этой группы обычно хорошо растут в лаборатории на питательных средах. Поэтому некротрофные микопаразиты и микопаразиты смешанного типа представляют большой интерес с точки зрения разработки биологических методов борьбы с грибами — паразитами растений. Во всех работах по биологическим средствам защиты растений с помощью гиперпаразитов фитопатогенных грибов используются микопаразиты из этой группы — триходерма зеленая, дарлюка нитчатая, цицинноболюс Цезати и многие другие.

В нашей стране исследования по биологическим методам борьбы с фитопатогенными грибами с использованием гиперпаразитов были начаты еще в 30-х годах (Н. С. Федоринчик, М. Е. Владимирская) и широко проводятся в настоящее время во многих научно-исследовательских учреждениях. В результате их установлена перспективность использования некоторых гиперпаразитов в защите растений от грибных болезней, например препарата триходермы зеленой — триходермина (стр. 381), паразита мучнисторосяных грибов — цицинноболюса Цезати и некоторых других. Второе перспективное направление — получение антибиотиков, образуемых микопаразитами. Один из них — трихотецин — уже нашел применение в практике.

Наиболее распространенный и хорошо известный гиперпаразит ржавчинных грибов — дарлюка нитчатая — относится к сферопсидным грибам. У него известна и сумчатая стадия — *эударлюка осоковая* (Eudarluca caricis), относящаяся к локулоаскомицетам. Этот гриб — кос-

мополит, встречающийся на всех континентах на различных ржавчинных грибах. Он поражает преимущественно уредостадию ржавчинных грибов, но встречается также на эцидиях и телейтопустулах. Круг хозяев у этого вида очень широк и включает ржавчинники из семейства пукциниевых и реже мелампсоровых. Однако природные популяции гиперпаразита состоят из множества штаммов, различающихся по вирулентности по отношению к различным видам ржавчинных грибов (П. Д. Кинер).

Развиваясь на пустулах ржавчинных грибов, дарлюка нитчатая образует белый, обычно малозаметный мицелий, а на нем маленькие шаровидные пикниды, диаметром 50—200 *мкм*, под лупой выглядящие как маленькие черные шарики (рис. 268). В одной пустуле их образуется от 1—3 до нескольких десятков. В каждой пикниде образуется около 6000—8000 спор, бесцветных, веретеновидных, с одной перегородкой и нитчатыми придатками на концах. Споры склеены слизью и выходят из пикниды в виде длинной беловатой или сероватой нити. Попадая на растения, споры прорастают в каплях воды. Если растение не заражено ржавчиной, проросшие споры погибают. Если они прорастают в пустуле ржавчинного гриба или вблизи его уредоспор, развивается мицелий паразита, окружающий гифы и споры хозяина и питающийся их содержимым. Иногда он проникает и внутрь клеток хозяина. При прорастании спор гиперпаразита в смеси с уредоспорами ржавчинных грибов у их ростковых трубок наблюдается тропическая реакция — они растут по направлению к прорастающим уредоспорам хозяина. Кроме того, прорастающие уредоспоры стимулируют прорастание конидий гиперпаразита.

Интенсивное развитие дарлюки нитчатой на ржавчинных грибах происходит при высокой относительной влажности воздуха и температуре в границах 12—26 °С. Поэтому этот вид может развиваться почти во всех районах земного шара, где встречается ржавчина, от тропиков до северных границ ее ареала. При высокой влажности воздуха гриб образует обильный воздушный мицелий, а при низкой влажности его мицелий незаметен, он часто уходит внутрь тканей растения вместе с мицелием хозяина.

Процесс формирования пикнид после заражения пустул ржавчинного гриба занимает 5—7 дней, таким образом за вегетационный период развивается несколько поколений гиперпаразита.

Зимуют пикниды гриба или его сумчатая стадия на растительных остатках. Жизнеспособность перезимовавших в пикнидах спор гриба различна в разных районах. Так, выяснено, что

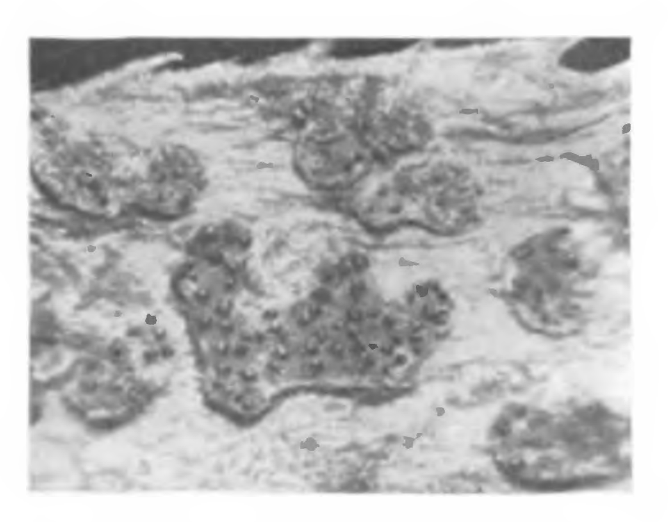


Рис. 268. Пикниды гриба дарлюка нитчатая (Darluca filum) в уредопустуле ржавчины.

большинство пикнид гиперпаразита зимой растрескивается и споры гибнут. Поэтому к весне сохраняется лишь небольшой запас инфекции и происходит лишь слабое поражение ржавчины гиперпаразитом. Заметная вспышка развития гиперпаразита наблюдается лишь тогда, когда ржавчинный гриб уже хорошо развился. Поэтому в природе сильное подавление ржавчины за счет естественной инфекции ее гиперпаразитом не происходит. По данным других исследователей, пикниды дарлюки нитчатой хорошо зимуют и выходящие из них конидии могут вызвать сильное поражение ржавчинных грибов. Установлено, что жизнеспособность после перезимовки сохраняют около 85—90% спор гиперпаразита. Отмечено, что зимующий на растительных остатках гиперпаразит в начале лета заражал пустулы стеблевой ржавчины овса и препятствовал дальнейшему ее развитию.

В районах с повышенной влажностью дарлюка нитчатая может снижать поражение растений ржавчиной, развиваясь за счет природного источника инфекции или искусственного распространения спор гиперпаразита.

Два других интересных гиперпаразита ржавчинных грибов — *туберкулина кроваво-красная* (Tuberculina sanguinea) и *туберкулина наибольшая* (T. maxima) — встречаются преимущественно на эцидиях. Эти виды относятся к семейству туберкуляриевых порядка гифомицетов. Первый из этих видов отличается широкой специализацией. Он поражает эцидии, а реже уредо- и телейтопустулы многих видов ржавчинных грибов, образуя в них плоские порошистые коричневато-фиолетовые подушечки. Спороношение гиперпаразита продолжается около 1—1,5 месяца; затем его спородохии становятся

твердыми и превращаются в склероции, которые зимуют. Этот вид распространен на ржавчинных грибах в Европе, Азии, Северной и Центральной Америке. В некоторых случаях он может полностью подавлять развитие эцидиев ржавчинных грибов.

Второй вид этого рода — туберкулина наибольшая — узкоспециализированный паразит ржавчинных грибов. Он встречается только на спермогониях и эцидиях видов кронарциум — возбудителей пузырчатой ржавчины сосны в Европе и Северной Америке.

Пораженные спороношения ржавчинного гриба покрываются лиловым или сиреневым налетом конидиального спороношения паразита. Выделения спермогониев стимулируют прорастание спор паразита, и он хорошо на них развивается. Заражает этот гриб только открытые спермогонии и эцидии ржавчинного гриба. Зимует внутритканевый мицелий паразита, а также его спородохии. В некоторых странах этот гиперпаразит при сильном распространении подавляет развитие возбудителя пузырчатой ржавчины. В природе этот гриб является, вероятно, естественным регулятором популяции хозяина. Так, в Северной Америке после применения для борьбы с пузырчатой ржавчиной сосны некоторых антибиотиков развитие гиперпаразита было подавлено, и это вызвало неожиданную вспышку развития пузырчатой ржавчины.

На различных мучнисторосяных грибах часто паразитирует цицинноболюс Цезати из порядка сферопсидных. Цицинноболюс Цезати, как и дарлюка нитчатая,— космополит, распространенный во всех районах земного шара, где встречается мучнистая роса. Он поражает конидиальное спороношение и клейстотеции хозяина. На конидиальном налете мучнисторосяных грибов при поражении их этим грибом образуются грязновато-серые пятна, постепенно увеличивающиеся в размерах и часто покрывающие весь налет. На поверхности мицелия хозяина, а также в его гифах, конидиях и клейстотециях образуются пикниды гиперпаразита. Они обычно неправильной формы, светло-коричневые или коричневые, с четким сетчатым рисунком. Конидии выделяются из них сильной струей, образуя вокруг пикнид споровую массу. Конидии гиперпаразита переносятся каплями дождя и заражают новые пятна мучнистой росы. При сильном развитии паразита образование конидий и аскоспор у его хозяина полностью подавляется.

Цицинноболюс Цезати можно обнаружить на мучнисторосяных грибах с начала лета и до осени. Особенно обильно он развивается после дождей, при высокой влажности воздуха. Этот гиперпаразит зимует в клейстотециях на листьях, а также в зимующих почках некоторых растений (например, яблони).

При благоприятных для гиперпаразита условиях он может сильно подавлять развитие мучнисторосяных грибов. Нередко он полностью подавляет развитие конидиальной стадии хозяина, а также образование им клейстотециев. Поэтому цицинноболюс Цезати представляет интерес для практического использования его в борьбе с некоторыми мучнисторосяными грибами. В ряде случаев при естественной инфекции и искусственном заражении он сильно снижал поражение яблони мучнистой росой (Д. М. Кобахидзе), а обработка яблонь фунгицидом тиовитом в условиях Ставропольского края не только не снижала развития гиперпаразита, но даже стимулировала его (Г. Р. Дорожко).

В отличие от перечисленных видов, встречающихся в природе только в ассоциации со своими хозяевами, некротрофный микопаразит трихотециум розовый часто обитает как сапрофит на растительных субстратах, вызывает гниль плодов при хранении, а иногда даже паразитирует на ослабленных растениях. Он часто встречается как гиперпаразит на многих фитопатогенных грибах. Этот гриб обнаружен на перитециях *гномонии красноустьичной* (Gnomonia erythrostoma), стромах *полистигмы красной* (Polystigma rubrum), *нектрии киноварно-красной* (Nectria cinnabarina), *эпихлое рогозовидной* (Epichloë, typhina), склероциях различных грибов, спороношениях возбудителей парши яблони и груши (Venturia inaequalis и V. pirina), ржавчинных и головневых грибов и многих других. Развитие пораженных структур грибов задерживается, или они погибают, и на них образуется ярко-розовый порошистый налет конидиального спороношения паразита.

Способность трихотециума паразитировать на грибах тесно связана с образованием им противогрибного антибиотика трихотецина. Выделяемый в среду антибиотик убивает гифы грибов, и трихотециум розовый заселяет их, получая питание из убитых клеток. Штаммы гриба, не образующие трихотецин, не способны развиваться на грибах.

Заселение трихотециумом розовым некоторых обычных его растительных субстратов также связано с его способностью паразитировать на грибах. Например, этот гриб часто вызывает горькую гниль яблок и груш. Однако его мицелий не может проникнуть через неповрежденный эпидермис плодов, и их заражение происходит только при механических повреждениях. Особенно часто этот гриб проникает в плоды через пятна парши. Он заселяет сначала конидиальные спороношения первичного паразита, вытесняет его и развивается затем

в ткани плодов. В таких плодах в больших количествах содержится трихотецин, который придает им горький вкус. Накопление грибом антибиотика в ткани плодов предотвращает их заражение другими грибами, и трихотециум розовый развивается в них практически в чистой культуре.

Антибиотик этого микопаразита — трихотецин — подавляет рост многих грибов, в том числе фитопатогенных и возбудителей дерматомикозов. Его получают в промышленных масштабах и используют для защиты растений от некоторых болезней (например, вишни от монилиоза), а также для лечения дерматомикозов у сельскохозяйственных животных и пушных зверей.

Некоторые некротрофные микопаразиты, развивающиеся на плодовых телах дикорастущих или культивируемых съедобных грибов, вызывают их гибель и снижение урожая грибов. В лесах вред, причиняемый микофильными грибами, ничтожно мал по сравнению с тем, который приносят насекомые. Однако в тепличных хозяйствах они могут причинять большой ущерб.

В наших лесах часто можно встретить грибы, покрытые обильным белым мицелием, на котором заметен порошистый налет конидий. Под микроскопом видны мутовчато ветвящиеся конидиеносцы с одноклетными конидиями на вершине веточек. Это широко распространенный во всей умеренной зоне земного шара микофил *моноспориум агариковый* (Monosporium agaricinum), обитающий на различных гименомицетах, но особенно часто на сыроежках и млечниках (рис. 269). Особенно сильно развивается этот гриб во влажных условиях, после дождей и туманов. На лесных болотах он часто поражает до 60—95% всех сыроежек и млечников, целые группы которых покрывает рыхлый обильный мицелий гриба.

Нередко встречается и другой микофильный гриб — *микогоне розовая* (Mycogone rosea), образующий хорошо заметный серовато-розовый налет на плодовых телах сыроежек, мухоморов и других агариковых. На его мицелии образуются сначала бесцветные двухклетные конидии на мутовчато разветвленных конидиеносцах, а затем крупные хламидоспоры, состоящие из двух клеток. В массе они имеют розовую окраску. Порошок развивающихся хламидоспор придает характерный вид дерновинкам паразита на плодовых телах грибов. Оба эти микофила вызывают быстрый некроз и разрушение плодовых тел.

В противоположность этим видам третий микофил, распространенный в умеренном поясе на агариковых,— *калькариспориум арбускула* (Calcarisporium arbuscula) — не вызывает быстрой гибели плодовых тел хозяина. Его можно обнаружить в тканях внешне здоровых сыроежек и других грибов. Спороношение у этого микофила развивается на старых плодовых телах в конце лета и осенью. Паразит образует на их шляпках или пластинках темные некротизированные пятна, покрытые очень тонким сероватым налетом спороношения. Хотя этот гриб и образует склероции, их жизнеспособность в почве сохраняется недолго. Мицелий паразита обнаружен в микоризе некоторых сыроежек. Вероятно, это основной способ его перезимовки.

Рис. 269. Моноспориум агариковый (Monosporium agaricinum) на млечниках.

На культивируемом шампиньоне в теплицах известны несколько видов микопаразитов. Один из них — гипомицес розеточный — был описан в разделе, посвященном порядку гипокрейных (стр. 164). Из класса дейтеромицетов на шампиньонах наиболее распространены и вредоносны два вида — *вертицилл Молтхауза* (Verticillium malthousei) и *микогоне губительная* (Mycogone perniciosa). Иногда они вызывают эпифитотии.

Если вертицилл Молтхауза поражает молодые плодовые тела шампиньона, вместо них образуются мелкие деформированные клубочки мицелия с сухой поверхностью, покрытой порошистым сероватым налетом конидий паразита, а при заражении крупных, уже сформировавшихся плодовых тел на них образуются коричневые вдавленные некротические пятна, также вскоре покрывающиеся тонким серым

налетом спор. Мицелий паразита в засохших плодовых телах может длительное время сохранять жизнеспособность и служить источником инфекции. Сильное развитие вертициллеза шампиньонов происходит при высокой относительной влажности воздуха (до 90—95%) и температуре 15—17 °С. Первичную инфекцию в теплицу могут занести грибные мухи. Нередко она переносится также при сборе плодовых тел грибов. Распространение инфекции в теплице с уже имеющимися очагами инфекции может происходить с каплями воды при поливе.

Другой опасный паразит шампиньонов — микогоне губительная — вызывает у них образование вместо нормальных плодовых тел недифференцированной бесформенной мицелиальной массы, быстро разрушающейся в результате мокрой гнили. Поверхность таких сильно деформированных плодовых тел покрыта белым войлочным мицелием паразита, на котором, как и у микогоне розовой, образуются два типа спор — конидии и хламидоспоры. Хламидоспоры у этого вида в массе коричневые, с их развитием налет на плодовых телах приобретает коричневую окраску.

Источником первичной инфекции служат хламидоспоры, которые могут сохраняться в почве в жизнеспособном состоянии в течение нескольких лет. Во время плодоношения шампиньонов гриб распространяется конидиями, развивающимися на пораженных плодовых телах.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

А

Азигоспора 77
Алевриоспора 371, **373***
Аннелоконидия 372, **373**
Аннелоспора (см. аннелоконидия)
Аннелофор 372
Антеридий 17
Апотеций 89, **115**, 116
Аппрессорий 49, 132
Арбускула 73
Артроспора 16, **17**, 371, **373**
Архикарп 18
Аск 18, 85
Аскогон 18, 86, 87
Аскокарп 114
Асколокулярный 89
Аскоспора 18, 86, 87
Аскострома 89, 208

Б

Базидиола 235
Базидиоспора 18, 226
Базидия 18, 226. **227**
Баллистоспора 96
Бластоконидия **373**
Бластоспора (см. бластоконидия)

В

Везикула 73
Вольва 277

Г

Гаметангий 18
Гаметангиогамия 86
Гаустория 19
Гетеробазидия **227**
Гетерогамия 17, 28
Гетерокариоз 9, 18, 374
Гетероталлизм 18, 24
Гетеротрофы 19
Гимений 116, **227**, 229, 235
Гименофор 227, 229, 235
Гиперпаразиты 443
Гипобазидия 227
Гипотеций 116
Гистеротеций 208, **209**
Гифа 15, 16
Гифида 235
Гифы аскогенные 18, **87**
Глеба 318
Глеоцистида 235
Гомоталличный 48, 67
Грибница 15

Д

Дерматофиты 120—122
Дикарион 18, 87, 226
Дипланетизм 35

З

Зигогамия 65
Зигоспора 66
Зооспора **17**

И

Изогамия 17, 28
Индузий 317, 324
Интераскулярная ткань 208

К

Капиллиций 8, 128, 318, **319**
Кариогамия 18
Кератинофилы 20
Клейстотеций 89, 114, **115**
Клетки собирательные 27
Колонка 66
Колляриум 290
Конидиеносец 17, 371
Конидии 17, 371
— бластические 373
— талломные 371
Копрофилы 20
Коремии 86, 371, **372**
Ксилофиты 20

Л

Ложе 371, **372**, 420
Локула 89, 208

М

Мероспорангий 66
Мероспорангиоспора 66
Метула 383
Микопаразиты 443
Микориза 73, 232
— эктотрофная 232
— эктоэндотрофная 233
— эндотрофная 232
Микофилы 273
Мириотеций 209
Мицелий 15

О

Оидии 16
Оогоний 17
Ооспора 18, 45

П

Парасексуальный процесс 18, 375
Парафизы 114, 115, 144
— апикальные 115, 158

---

* Жирным шрифтом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

Перидий 9, 115, 201, 317, 359
Перидиоли 317
Перитеций 89, **115**, 144
Перифизы **115**, 144
Пикнида 86, 353, 371, **372**, **425**
Пикноспоры 353
Пионноты 371
Плазмодий 7
Плектенхима 15
Плеоморфизм 19
Покрывало 230
— общее 231
— частное 231
Пороконидия **374**
Пороспора (см. пороконидия)
Промицелий 346
Профиалиды 388
Псевдопарафизы 208
Псевдоплазмодий 12
Псевдотеций 209

Р

Рецептакул 317
Ризоиды 70, 75
Ризомицелий 23
Ризоморфы 16, 148, 274, 297
Ризосфера 378

С

Септа 85, **86**
Склеробазидия **227**
Склероций 8, 16, 169, 178
Соматогамия 18
Сорус 24
Спермации 88, 353
Сперматизация **18**, 88
Спермогонии 353
Спора 17
Спорангиеносец **17**
Спорангий 66
Спорангиоспора 17, **66**
Спородохии 86, 371, **372**
Спорокарп 73
Спорокладии 71
Стеригма 226
Стилоспорангиеносец **66**
Стилоспорангий 66
Строма 116, 144
— вальсоидная 152
— диатрипоидная 152
Субгимений 116, 175
Субикулюм 158
Сумка 18, 86, 87
— битуникатная 88
— прототуникатная 88
— унитуникатная 88
— эутуникатная 88
Сумкоспора 18

Т

Телейтоспора 354
Телиоспора 346
Тириотеций 209
Трама 260, 318
Трихогина 18, 86, **87**

У

Уредоспора 354

Ф

Фиалида 374
Фиалоконидия **373**, **374**
Фиалоспора (см. фиалоконидия)
Фрагмобазидия **227**

Х

Хемотаксис 24, 48
Хламидоспора 16, **17**, **45**
Холобазидия 227

Ц

Циста 24, 28
Цистида **235**, **241**

Щ

Щетинки **235**, **241**

Э

Экзоперидий 317
Экзоспорий 31
Эксципул 116
— внешний 116
— медуллярный **116**
Эндоперидий 317
Эндоспорий 31
Энтомофилы 20
Эпибазидия 227
Эпиплазма 87
Эталий 8
Эцидий 354
Эцидиоспора 354

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ

А

Абрикос 109, 137, 148, 157, 187, 368, 397, 430, 435
Абсидия 70, 73
— ветвистая 69
— зонтикокистевидная 69
Авокадо 56
Авреоболет 268
— красный 268
Агава 431
Агариковые 164, 257, 260, 261, 273, 284, табл. 33, 41, 43, 49
Агарикус 284, 286
Азалия 56
Аир 27
Айва 137, 223, 424, 432
Акаулопаге 81, 82
Акация 218
Акразиевые 11, 12
Акремониум 123, 126, 370, 380
Акроспермум 225
Актиномукор 70
— изящный 69, 70
Алатоспора 415
Алеврия оранжевая 200, табл. 25
Алломицес 29, 30, 31, 32
Алыча 109, 110, 137, 138, 424
Альбатреллус 240, 248
— сливающийся 248
Альбуго 63
Альникола 309
Альтернария 374, 378, 382, 392, 406, 407, 408, 415, 442, 443
— гвоздичная 408
— капустная 408
— кочанно-капустная 407
— морковная 408
— пасленовая 407, 408
— повиликовая 408
— тонкая 382, 407, 408
— тончайшая 407
— цинниевая 407, 408
Аманита 277, 281, табл. 39
Аманитовые 277, 281
Аманитопсис 277
Амарантовые 64
Амауроаскус 118, 119
— бородавчатый 119
Амблистегиум 341
Амброзия 64
Амебидиевые 84
Амебы 81, 82, 100, 380, 417
Аморфотека 400
Ананас 131
Андромеда 229
Анеллярия 295, 298, 301
— полуяйцевидная 298
Аннелофора африканская 372
Антостома 152
Антракобия черноокаймленная 200
Антурус 316
Апельсин 209, 387, 428
Апиокрея 164
— золотистоспоровая 159, 164
Апланес 38, 39
Арахис 223, 389, 438
Арахниотус 118, 119
— белоснежный 119
— красный 119
Арбуз 135, 221, 411, 422, 434, 438
Арктиномицес 229
Артониевые 225
Артроботрис 371, 417
— дактилоидный 419
— малоспоровый 417
— насекомоядный 417
— пышный 417
Артродерма 118, 119, 121
Арцирия 10, табл. 1
Аскоболовые 197, 198
Асколболус 198
— великолепный 199
— навозный 198
— погруженный 198, 199
Аскодесмис 114, 199
— чернеющий 199
Асколокулярные 208
Аскомицеты 19, 85, 86, 87, 89, 370, 371, 374
Асконолипорус разноцветный 175
Аскосфера 113
— пчелиная 113, 114
Аскосферовые 90, 113, 114
Аскофанус 199
— мясо-красный 199, табл. 25
Аскохита 432
— Бойда 433
— водяная 433
— гороха 433
— огурца 433
— хризантем 434
Аспергилл 117, 123, 124, 374, 375, 377, 379, 383, 384, 386—389, 392, 440
— дымящий 391, табл. 56
— желтый, табл. 58
— охряный, табл. 56
— сизый 124
— угольный 375
— черный, табл. 58
Аспергилловые 117
Астерина 211
— вероники 212
Астериновые 211, 212
Астерионелла 26
Астеромелла 212
Астерострома средняя 255
Астерофора 310
— дождевиковидная 310
— паразитическая 310
Астра 56, 60, 397, 411
Астрагал 61, 142, 436
Ателия тонконитчатая 250
Атихиевые 210
Атихия 210
Ауреобазидиум почкующийся 382
Аурикуляриевые 338, 339, 340
Аурикулярия 341
Афаномикопсис 35
— десмидиевый 36
Афаномицес 37, 38, 40
Афиллофоровые 164, 230, 234, 235, 243, табл. 30, 31, 32
Ахлия 37, 38, 39, 41
Ацеллярия 83, 84
Ашерсония 442

Б

Бабочки 78, 173, 174
Багульник 180, 359
Бадамия 8
Базидиоболус 82
Базидиомицеты 19, 164, 226, 338, 347, 371, 442
Базидиофора 43, 58
Баклажан 155, 156, 397, 429, 438
Баланспя 167, 168
Бальзамин 358
Бальзаминовые 59
Бальзамия 202
Балянус 40
Бамбук 175
Банан 131
Барбарис 139, 213, 353, 354, 355, 362, табл. 54
Бария 166, 174
— лишайниковая 174
— паразитическая 174
Батат 129, 131
Батистия 127
Баттарея 332
— веселковидная 334, 338
Бделлоспора 82
Белена 25, 62
Белокрылка цитрусовая 442
Белонидиум 182, 183
Белянка 311
— капустная 75, 78
Бербера 55
Береза 90, 109, 111, 127, 139, 141, 178, 181, 187, 203, 204, 233, 242, 245, 246, 265, 266, 278, 303, 306, 311, 312, 344, 357
— бородавчатая 111
— пушистая 111
Березовик 233, 234, 261
— обыкновенный 265, табл. 34
— розовеющий 265
Березовые 109
Бересклет 357
Берест 130
Бертия 174
Бессмертник 64
Беттсия ульевая 113, 114
Биаторелля 430
Биссохламис 114, 118, 119
— белоснежный 118, 119
— буро-желтый 118
Благушка 289
Бластокладиевые 23, 28, 29, 30—32, 34, 63
Бластокладиелла 29, 30, 32
Бластокладия 29, 30—33
Бобовые 54, 58, 61, 136, 141, 161, 218, 257, 401, 409, 412, 433
Бобы 155, 180, 395, 411
— кормовые 412, 421
Боверия 21, 439
— бассиана 439
— тонкая 439
Бовиста 316, 320, 327
Бодяк 60, 64
Бокальчик 316, 322
— Олла 322
— полосатый 322, табл. 48
Болет 266, 396
— буро-желтый 266
— королевский 266
— красивый 266
Болет полубелый 266
— Фехтнера 266
— Юнквилла 266
Болетелл 264
Болетин 270
— азиатский 262, 270, табл. 36
— болотный 270
— лиственничный 270
— полоножковый 270, табл. 36
Болетовидные 264, 265
Болетовые 261—264, 268, табл. 34, 35, 36
Болетопсидные 244, 248
Болетопсис 240, 248
— малочешуйчатый 248
Болиголов 60
Бондарцевиевые 244, 248
Бондарцевия 240, 248
— горная 248
Бор развесистый 170
Бородавник 60
Борщевик 60, 112, 113, 218
Ботриосфериевые 212
Ботриосферия 212, 432
Ботриотиния 179
Ботритис 393, 395
— бобовый 395
— луковый 395
— нарциссовый 395
— серый 393, 394
— тюльпанный 395
— цветолюбивый 394
Боярышник 33, 109, 111, 137, 203, 365, 423
Бревилегния 38
Бремия 58, 60
— салатовая, табл. 8
Бромелиевые 90, 214
Брусника 178, 179, 189, 211, 221, 228
Брюква 64
Будренец 60
Бук 90, 127, 151, 160, 203, 204, 233, 245, 248, 266, 281, 304, 324, 343
Буковые 109
Булгария 183
Буллера 96, 97
Бурачниковые 61, 360
Бурачок 61
Бурдоция 343
— Гальзини 343

В

Вайда 64
Валуй 315
Вальса 157, 430
— белоснежная 157
— виноградная 157
— грязная 157, 158
— светлоустьичная 157
— сливовая 157
Вальсария 152
Вальсовые 157
Варария одевающая 255
Варикоспорий 415, 416
Василек 60, 64
Василистник 59, 360
Вейник 170, 355, 362
Вентуриевые 219
Вентурия 214, 219
— груши 220
Вереск 56
Вересковые 229, 428
Вероника 349
Вероника лекарственная 212
Верпа 194
Вертицилл 165, 380—382, 395, 396, 398
— далие 378
— гемилейи 444
— кирпично-красный 382
— Молтхауза 447
Веселка обыкновенная 321, 323, 324, табл. 47
— Хадриана 336
Ветреница 25, 59, 61, 178, 367, 368, табл. 8
— дубравная 350
— лютиковидная 436
Веттштейнина 214
Вешенка 234
— ильмовая 276
— обыкновенная 260
Вика 40, 61, 221
Викерхамия 98, 104
— флюоресцирующая 104
Виноград 45, 60, 140, 148, 157, 210, 213, 223, 224, 368, 389, 394, 396, 404, 421, 422, 431, табл. 61
Виноградовые 58, 59
Вишня 109, 110, 151, 153, 157, 160, 187, 188, 245, 424, 435
Водоросли 89, 159, 426
— бурые 35, 436
— десмидиевые 35, 36
— диатомовые 35, 37
— зеленые 42, 49
— красные 35, 46, 49
— сифоновые 37
— харовые 46
Водяная сеточка 30
Войновиция 425
— злаковая 426
Волдемария шафранно-желтая 254
Волжанка 312
Волнушка розовая 311, 312, табл. 45
Волоконница 306—308
— Жюрана 308
— кавказская 306
— Патуйяра 308
— равновершинная 308
Вольвариелла 21, 261, 277, 283
— съедобная 234, 283
— шелковистая 283
Ворсянковые 61
Вьюнковые 61, 172
Вяз 129, 130, 131, 153, 245, 247, 306, 341, 374, 424
— американский 130
— голландский 130
— обыкновенный 130
— перистоветвистый 130

Г

Галерина 278, 307, 309
— звездообразная 309
— окаймленная 309
Галеропсис 336
— двуспоровый 338
— пустынный 337, 338
Галонектрия 159
Галосферейные 158
Ганодерма 239, 247
— смолистая 247, табл. 28
Ганодермовые 244, 247
Гансениаспора 104
— апикулятная 96

Гансенула 99, 102, 103, 106
— ароматная 103
— калифорнийская 103
— сатурновая 103
Гапалосферия деформирующая 426
Гаплографиум 393
Гарпелловые 84
Гастеромицеты 227, 228, 316, **317**, 319, 321, 323, 328, 329, 330, 333, **334**, 337, 338, табл. 46, **47**, 48, 49, **50**
Гастроспориум простой 333
Гастроспоровые 321, 333
Гаутиериевые 321
Гаутиерия 319
Гвоздика 411
Гвоздичные 61, 350
Геаструм 316
Гебелома 307, 309
— корочковидная 309
— недоступная 309
Гевея 55, 56, 131, 149
Гелазиноспора 146, 147
Геликобазидиум 341
— пурпурный 341
Геликоглоя 340
Геликостилум 70, 72
— прекрасный 71
Гелоциевые 175, 176, **177**, 183, 184, 190, табл. **21**
Гельвелла **195**
— инфула **195**
— курчавая 195
— эластичная **195**
— ямчатая 195, табл. **24**
Гельвелловые 195
Гельминтоспорий **20**, 374, **404**, **405**
— виктории 405
— злаковый 405, 406
— кукурузный 406
— овсовый 405, 406
— рисовый 405, 406
— турецкий 404, 406
— ячменный 405, 406
Гемиаскомицеты 87, 89, 90
Гендерсония 435
Геоглоссовые 176, 177
Геоглоссум 116, 176, 177
Геолегния 38
Геопиксис 197
— какабус 191
— угольный 197, **200**, **201**
Георгин 352
Геотрихум 380
Гераниевые 58, 59
Герань 44, 221
Герициевые 258
Гериций коралловый 258
Гетеробазидиальные 338, 339, табл. **32**
Гиалосцифовые 181, 182
Гиацинт 387
Гиббера 221
— брусники **220**
Гибберелла 158, 159, 162
— ксиляриевидная 163
— кукурузная 162, 163
— фуджикурои 21, 162
Гигрофоровые 272
Гигрофоропсис 271, 272
Гигроцибе 272
— киноварно-красная **272**
Гиднациевые 343
Гидиеллум 259
— оранжевый 259
Гиднотрия Тюляна 205
Гиднум выемчатый 258
Гидроцибе 307
Гименогастер 330
— бородавчатый 329
Гименогастровые 320, 321, 329
Гименомицеты 164, 228, 229, 233, 234, 260, 447
Гименостильбе 441
Гименосцифус 183, 416
Гименохете 241
Гименохетовые 241, 244, 246
Гимноасковые 117, 118, 119, 121
Гимноаскус 119
— Рисса **119**
Гимнокопия 367
Гимноспорангиум 364
Гиньярдия 212, 213
Гипнум 341
Гиподерма 189
Гиподермелла бороздчатая 189, табл. **22**
Гипокрейные 88, 115, 117, 158, **159**, 165, 166, 370, табл. **19**
Гипокрелла 442
— яванская 167
Гипокрея 158, 165
— подушковидная 165, табл. 19
— рыжая **159**, 165
Гипоксилон 149, табл. 18
Гипомицес 159, 164
— душистый 164
— лактифлуорум **164**
— оранжевый 164, **165**
— розеточный 164, 165
Гипомицетовые 158, 163—165
Гирзутелла 441
— гигантская **441**
Гиродон 271
— мерулиевидный 271
Гиродоновидные 264, 271
Гиропор 271
Гиропоровидные 264, 271
Гирофрагмиум 335
— Делила 335
Гирча 60
Гистерангиевые 321, 329
Гистерангиум почковидный 330
Гистериальные 225
Гистериевые 225
Гистериум 225
Гистерографиум 189, 225
Гистоплазма капсульная **122**
Гифолома 299, 301, 302
— головообразная 303
— окаймленная 303
Гифомицеты 371, 375, 376, 379, 380, 381, 383, 393, 413—416, 419, 425, 441, табл. 59, **61**
Гифохитриевые 28
Гифохитриум 28
Гладиолус 352, 387, 394
Гладыш 60
Глеопорус 241, 245
— бахромчатокрайний 245
— двухцветный 245
Глеоспорий 209, 420, 421
— виноградный 421
— дубовый 154
— жилковый 155
— липовый 155
— плодовый 156
— смородинный 421
Глеофиллум 245
— бревенчатый 246
Глеофиллум пихтовый 246, табл. **28**
Глиокладиум 377
— розовый **444**
Глицерия 170
Гломерелла 155, 420
— опоясанная 155, 156
Глониум 225
— стеллятум **224**, 225
Гнездовка 316, 317, 322
— подушковидная 322
Гнездовковые 316, 317, 321, 322
Гномониевые 153
Гномония венета 153, 155
— вязовая 153
— дубовая 154
— красноустьичная 153, 446
— липовая 155
— тонкозаостренная 153, **154**, табл. 18
Говорушка 21, 273, 275
— ворончатая 273, 275, табл. **38**
— дымчатая 273, 275
— пахучая 275
Головач 316, **317**, 326, 328
— бокаловидный 337
— белый 331, 337
— лиловый 326, 330, 331
— продолговатый 326, табл. 48
— пузыревидный 326, 327, 331
— чешуеносный 326, 337
Головневые 17, 97, 105, 226, 346, **347**, 348—353, 413
Голосумчатые 17, 89
Голубика 138, 178, 180, 189, 211, 221
Гонаподия 32, **33**, 34
Гонатоботриум бурый 443
Гонатоботрис простой 443, 444
Гонатородиелла Хайли 444
Горичник 60, 61, 113
Горох 46, 50, 136, 161, 180, 221, 222, 364, 382, 389, 411, 421, 433, 434, табл. **7**, **54**
Горчица сарептская 64
— черная 64
Горькушка 310—312
Граб 90, 111, 203, 204, 213, 233, 245, 265, 281
Грабинник 265
Грабовик 265
Графидовые 225
Графиум 130, 374
Гречиха 349
— китайская **349**
Гречишные 61, 350
Гречка пальчатая 171
Гриб белый 165, 232—234, 261, 262, 264, 266, 282, 286, табл. **34**
— «белый» степной 234
— домовый белый 237, 245
— домовый настоящий 251
— желчный 265, табл. **34**
— заборный 246
— зимний 273, 276
— перечный 270, табл. **36**
— польский 268, табл. 35
— сатанинский 263, 264, 267, табл. **34**
— цезарский 277, **281**, 282
— цезарский дальневосточный 277, **282**
Гриб-баран 231
Гриб-зонтик 260, 290, 292
— белый 291
— лохматый 291
— пестрый 290, табл. 49

Грибная капуста 232, 255
Грибы базидиальные 17, 18, 20, 92, 392, 393, 413, табл. 55
— несовершенные 17, 18, 20, 86, 92, 97, 370, 374—376, 380, 392, 442
— сумчатые 17, 18, 85, 92, 393, 413, 425
Грифола 240
Груздь 310
— желтый 312, табл. **37**
— настоящий 312
— перечный 311
— синеющий 311
— сухой 314
— черный 310, 311, табл. **45**
Груша 46, 50, 54, 110, 136, 137, 148, 155, 160, 178, 220—223, 306, 364, 365, 367, 397, 424, 432, табл. 27
Грызуны 67, 199, 320
Губка березовая 165
— дубовая 230, 231, **246**
— корневая 233, **238**, 245, 250
— сосновая **238**
Губки 40
Губоцветные 61, 136, 141, 218, 363, 436
Гулявник 64
Гумария 200, 201
— полушаровидная **200**
— шерстистая, табл. **25**

Д

Дазисцифелла калициевидная, табл. **21**
Дазисцифус 182
Дакримицес 341, 345
— деликвесценс 345, табл. **32**
Дакримицетовые 338, 344, 345
Дакримицеты 338
Дакриопинакс спатулярия **345**
Дактилиум древовидный 164
Дактилярия **417**
— белоснежная 418
Дальдиния 149
— концентрическая 149
Дарлюка 426
— нитчатая 442, 444, **445**, 446
Дафнии 46, 104
Двукрылые 173, 206
Дебариомицеты 98, 103
Дебариомицес Ганзена 103
— Кантарелли 103, табл. 13
— муравьиный 103
Девясил 60, 64
Дедалея 240, 245
— бугристая 246
— Диккенса 245, **246**
Дейгтониелла 374
Дейтеромицеты 19, 86, 117, 161, 370, 371, 372, 373, 442, 443
Дейтерофома 428
— трахеифила 428
Дельфиниум 44, 143
Демациевые 376, 402
Дендросфера 128
— Эберхардта 128
Денежка 273, 275
— обычная 273, 275
— сливающаяся 273, 275
Дерматеацевые 184
Дерматосорус 349
Дермоцибе 307
Диапорте 155, 156, 427
— вредный **155**
— неясный 155
Диапорте сереющий 430
Диапортовые 115, 152, 155—157, 426, табл. **18**
Диатрипе 151, **152**
Диатриповые 145, 151
Дидерма, табл. 2
Дидимелла 214, 221
Дидимиум 8
Дидимосферия **215**, 216, 434
Диктионелла 251
Диктиофора сдвоенная 317, 324, табл. **47**
Диктиухус 38, **39**
Димаргаритовые 72
Динемаспорий **425**, 431
— злаковый 431
Диплодия 20, 426, 434, 435
— конопли 434
— кукурузы 434
— таллази 434
— травяная 434
Диплокладиум мелкий 164
Диподасковые 90
Диподаскус 90
— беловатый 90, **91**
— одноядерный 90
— собранный 90, **91**
Дискомицеты 175, 185, 190, 191, 202, 370
Дисцелла **425**, 431
Дисцина щитовидная **196**, табл. **23**
Дисциседа 320, 331
— белая 331
— гладкая 333
— порховковидная **331**, 333
Дихомицес **206**
Доассансиопсис 349
Доассансия 349
Дождевик 320, 322, 325, 326, 328
— гигантский, табл. **46**
— грушевидный 316, 323
— ежевидноколючий 323, табл. 49
— заостренный 326
— ложный 268
— мягкий 326
— полевой 331
— пустошевый маленький 325
— умбровый 326
— шиповатый 316, 325, 330, табл. **49**
Дождевиковые 316, 321, 322, 325, 326, 328, 337
Донник 136
Дотидеальные **214**
Дотидея 208, 221
Дотиора 213
Дотиоральные **212**
Дотиорелла 212
— дубовая 443
Дотиоровые 213
Дотихиза 431
— ржавая 431
— тополевая 431
Дрема 61
— белая 350
Дрожалка 344
— бугорчатая 344
— гриболюбивая 344
Дрожалковые 338, **339**, 342, табл. **53**
Дрожжи 86, 92—100, 103—106, табл. **13**
— де Бари 99
Дрожжи Мечникова 104
— Надсона 104
— пектарные 104
Дрожжи пекарские 96, 102, табл. **13**
Дрозофила 55, 90, 147
Дуб 79, 109, 131, 138, **139**, 148, 154, 156, 160, 183, **185**, 187, 203, 204, 221, 233, 244—248, 265, 266, 268, 278, 282, 324, 343, 358, 423, табл. **17**
— пробковый 56
Дубовик Келе 267
— крапчатый 264, 267
— оливково-бурый 263, 264, 266, 267, табл. **34**
Дудник 59
Дурман 438
Дурнишник 397
Душица 136, 218
Дымянковые 61
Дыня 61, 135, 221, 411, 422, 434

Е

Ежа 150, 170, 399
— сборная 167, 168, 211, 351, 362, табл. **20**
Ежевик желтый **230**
Ежевика 209
Ежовиковые 229, 230, 232, 244, 258
Ежовник 349
Ель 127, 131, 189, 192, 233, 244—246, 248, 251, 253, 265, 266, 303, 311, 359, 430
— тянь-шаньская 307

Ж

Желтушник 64
Женьшень, табл. **7**
Жесткокрылые 206
Живокость 59, 61
Жимолость 139
Жужелица 206
Жук колорадский 439, 441
— хлебный 439
Жук-бомбардир 206
Жук-карапузик 206
Жук-плавунец 206
Жуки 173
Жуки-короеды 91, 99, 103, 130, 131

З

Заболонник ильмовый 130
Заячник 247
Звездовик 268, 316, **318**, 327, 328, 332
— гребенчатый **318**, 328
— карликовый 332
— каштаново-коричневый **318**, 332
— мелкий 318, 328, 332
— полевой **318**, 332
— сводчатый 318, 328,
— увенчанный 318, 328
— цветковидный 332
— черноголовый 320, 328, табл. **48**
— четырехлопастной **318**, 328
Звездчатка 61

Звездчатка гигрометрическая 268, 329, 332, табл. 50
— крыловидная 329
Зеленушка 273, 274
Землеройки 121
Земляника 50, 54, 73, 144, 222, 223, 394, 423, табл. 27, 59
Зигомицеты 16, 17, 19, 20, 65, 85, 87, 374, 416
Зигоринхус 70
Зигосахаромицеты 102
Зития 430
— смолы 430
— сосновая 430
Злаки 41, 73, 134, 150, 162, 163, 167—170, 217—219, 348, 350, 352—354, 359, 360, 393, 398, 404—406, 411, 412, 426, 431, 434, 436, 437, табл. 54, 62
Злаковые 58, 59, 257
Златоглазка 439
Златогузка 79, 81
Зодиомицес 207
Золотарник 59, 60
Зонтик гребенчатый 293, табл. 41
— золотистый, табл. 43
— мелкощитовидный 292, 293
— Моргана 293, табл. 43
— острочешуйчатый 293, табл. 41
Зонтичные 58, 59, 111, 112, 136, 141, 218, 222, 436, 437
Зоопаге 82
Зоопаговые 81, 82
Зоофагус 48, 416
— тентаклюм 49

И

Ива 140, 157, 181, 185, 187, 190, 203, 204, 211, 248, 306, 340, 344, 422
Ивняк 306
Ивовые 109, 350, 357
Изотовые 349
Ильмовые 109, 130
Инжир 429
Инолома 307
Инонотус 238, 242, 247
— скошенный 242
— Хейнриха 247
Иномея 172
Ирис 27
Ирпекс млечный 240

К

Кабан 127
Кабачок 135, 180
Какао 55, 56, 131, 163
Кактусы 54
Калицелла 183
— цитрусовая, табл. 21
Калонектрия жестковатая 163
Калостома 319
Калоцера вискоза 345, табл. 32
Калоцибе гамбоза, табл. 38
Кальвация 316, 326
Калькариспориум арбускула 447
— паразитический 443, 444
Камароспорий 435
Камарофиллус 272
— белый 272
Камнеломка 229
Кампилоспора 415
Камыш 168
Кандида 95, 98, 103—105, 370
— земляная, табл. 13
Капнодиальные 210
Капнодиевые 211
Капнодиум 210, 211
Капуста 10, 11, 24, 63, 180, 223, 250, 393, 394, 408, табл. 5, 61
— брюссельская 64
— кочанная 64
— савойская 64
— цветная 64
Карагана 142, 218
Карп 38
Картофель 10, 24, 25, 52, 53, 69, 135, 141, 161, 180, 250, 393, 397, 408, 412, 428, 438, табл. 5, 6
Катенария 30
— алломицис 29
Катран 61
Каштан 56, 153, 155, 156, 248, 281, 424
— съедобный 244
Каштановик 271, табл. 36
Кедр 245, 269
— ливанский 305
Кейсслерина 213
Кенаф 141, 412
Кикскелловые 72
Кипарис 192
Кислица 362
Клавариадельфус 256
— ситниковый 256, табл. 32
— усеченный 256
Клавариопсис 414, 416
Клавария 256
Клаватоспора 414, 416
Клавиценс 168
— паспалюма 168, 171
— пурпурный 168
Клавиценсовые 166
Кладоспорий 374, 383, 392, 393, 399, 400, 401, 442
— бурый 400, 401
— крупноспоровый 400
— огуречный 400, 401
— смоляной 401
— травяной 400, 401
— Траншеля 383
Кладофора 30
Кладохитриум 26, 27
Клатрус 316, 321
Клевер 24, 61, 136, 151, 215, 257, 364, 394, 395, 409
— белый 409
— гибридный 136
— красный 364, 394, 409
— ползучий 136
Клекера 104
Клен 109, 111, 186, 245, 248, 278, 306, 397, 423
— татарский 110
Кленовые 109
Клещи 75, 205, 206, 439, 440, 441
Клещик ржавый 441
Климациум 341
Клитрис 186
— дубовый 185
Клоп постельный 440
— яблонный 76, 81
Клоповник 64
Клопы 75, 78
Клюйверомицеты 98, 102, 106
Клюква 178, 189, 229
Кобылка одиночная 77
Ковыль 350
Козлобородник 64
Козляк 269, 272, табл. 36
Кокеромицес 70
Коккомицес 186, 187
Коккофацидиум 186
— сосновый 185
Коконопряды 173
Кок-сагыз 143
Колеоспориум 359, 360
Коллетотрих 420, 421
— бутылочной тыквы 422
— клейкоспоровый 422
— Линдемута 421
Коллибия 21, 273, 275
Коловратки 30, 40, 49, 416
Колокольчик 61, 361
Колокольчиковые 359
Колпак кольчатый 309
Кольраби 64
Кольцевик 299
Комар малярийный 30
Комары 79, 80, 263, 386, 439
Конидиоболус 75
Кониотирий 380, 426, 431, 432, 435, 441
— диплодиелла 431
— концентрический 431
— лишайниковый 431
— минитанс 444
— Фукеля 431
Кониофора 251, табл. 32
— обыкновенная 251
Кониофорелла 251
Кониофоровые 229, 233, 244, 251
Коноплевые 61
Конопля 221, 394, 412, 434, 435
Копринус 295, 296, 297
Копринусовые 294, табл. 43, 44
Копробия 201
— зернистая 201
Кораллoмицес 159
Кордицепс 115, 127, 166, 173, 174, 370, 441
— болотный 166
— бугорчатый 173, 174
— военный 166, 173, табл. 20
— Гунна 166
— головчатый 167, 173, 174
— китайский 173, 174
— офиоглоссовидный 167, 173, 174
— спорыньевый 167, 173
— удлиненный 173
Коремиальные 376
Кориандр 136, 437
Корине 183
— саркоидная, табл. 21, 183
Кориней 20, 421, 423
— мелкопятнистый 423
Кориолус 238, 245
— волосистый 245
— красно-бурый 245
— многоцветный 236, 245
Корица 56
Коровка картофельная 439
Короеды 374
Коротконожка 170
Кортициевые 244, 248—251, 263, 266, 341, 343
Костер 150, 168, 362, 399
— безостый 170
Кофе 131, 148, 163, 368, 369, 404

Кохлиоболюс миябеанус 406
— ячменный 406
Кохлонема 81, 82
Кошка 121
Краб гороховый 40
Крапива 218
Крапивоцветные 61
Красноустка 328
— желтая 329
— кирпично-красная 329, табл. 50
Крепидотовые 309, 310
Крепидотус 310
— красивочешуйчатый 310
— мягкий 310
Крестоцветные 10, 58, 61, 64, 222
Крибрария 8
Кривоцвет 360
Криптококки 105
— белый 105
— Лавра, табл. 13
— почвенный 105
— терриколюс 105
Криптомела 380
Криптомицес 186
— большой 185
— папоротниковый 185
Криптосферия 152
Кронарциум 357, 358, 446
Крупка 64
Крушина 218
— даурская 362
— диамантская 362
— ломкая 362
— Палласа 362
— слабительная 362
— уссурийская 362
Круцибулюм 316, 317, 322
— гладкий 322, табл. 48
Крыжовник 139, 142, 223, 224, 357, 358, 363, 421
Ксиляриевые 144, 145, 149
Ксилярия 149, табл. 18
Ктеномицес 118
— пильчатый 119, 120
Кудония 176
Кукурбитария 215, 218, 427, 434
— караганы 217
Кукуруза 28, 30, 59, 162, 163, 347—350, 362, 381, 382, 386, 406, 434, 435, табл. 5, 51, 52, 64
Кукушкин лен 301
Куннингамелла 72
— эхинулята, табл. 9
Куннингамелловые 72
Курвулярия 374
Кюнеромицес 299, 303
— изменчивый 303

Л

Лабульбениевые 85, 205, 206
Лабульбения 205
— обыкновенная 206
Лавровишня 137
Лагена 41
— радицикола 42
Лагенидиевые 35, 41, 42
Лагенидиум 41, 42
Ладанник 204
Лаковица 276
— розовая 273, 276
Лангермания 327
— Вальберга 327
Лангермання гигантская 316, 321, 327, табл. 46
Лапчатка 61
Ласточник 358
Лахнеллула 182
Лахнокладиевые 244, 255
Левейллула 132, 133, 141
Левкой 64
Лейкоспоридиум 99, 106, 350
Леммониера 416
Лен 50, 135, 180, 223, 224, 356, 357, 401, 409, 411, 412
Лензитес 240
Лентинус 260
Леокарпус, табл. 2
Лепиделла 281
Лепиота 260, 281, 284, 286, 292—294
— каштановая 292
— Моргана 293
— пильчатая 292
Лептодотиора 213
Лептомитовые 35, 40, 42, 63
Лептомитус 40
Лептосферия 214, 215, 216, 427
Лептосферулина 214
Лептотирий 430
— ореховый 431
— средний 431
Лептотрохила 184
Летипорус 248
Леукоагарикус 284, 286
Лещина 141
Лещица 360
Ликмофора 23, 36
Ликогала 9, 10, табл. 1
Ликопердовые 321
Ликопердон 319
Лилейные 61, 350, 362
Лилия 54
Лимацелла 277
Лимон 209, 213, 387, 428, 429
Лиофиллум 273, 276
— ильмовый 276
— скученный 276
Липа 203, 211, 221, 245, 278, 306
Липовые 350
Липомицеты 98, 103
Лисичка 396
— желтая 257
— ложная 271, табл. 37
— серая 258, табл. 32
Лисичковые 244, 257
Листоед ильмовый 130
Лиственница 182, 196, 233, 248, 249, 266, 270, 306, 357
Лихеностикта 426
Лихенофома 426
Лишайники 20, 32, 89, 159, 174, 225, 251, 426, 431
Ложнодождевик 316
— бородавчатый 328
— обыкновенный 328, 331, табл. 50
Ложнодождевиковые 321, 328, 338
Ложноопенок 302
— кирпично-красный 301, 302, табл. 44
— серно-желтый 302, табл. 43
Ложнощитовка 440
— восковая 439
Локулоаскомицеты 89, 208, 444
Лопастник 195
Лопастниковые 193, 195
Лопух 60, 135, 218
Лофодермиум 188
Лофодермиум сосновый 188, табл. 22
Лук 30, 63, 351, 357, 363, 395, 409, табл. 8
Лунулоспора 416
Львиный зев 427
Льнянка 61
Любисток 60
Люпин 136, 250, 412, 421
Лютик 61
Лютиковые 58, 59, 61, 350, 352
Люцерна 24, 28, 40, 46, 61, 141, 184, 215, 341, 364, 409, 411
Лягушка 35

М

Мак 62, 352
Маковые 61, 62
Макролепиота 284, 286, 290, 292
Макроспориум 380, 383
Макрохитриум 26, 27
Малина 182, 189, 209, 221, 223, 224, 365, 366, 367, 423
Мальва 363
Мандарин 209, 428
Манник 27
Марасмиус 21, 273, 274
— ротула, табл. 38
— чесночный 275
Маревые 61, 62
Марсонина 421, 422
— земляничная 423
— ореховая 423
— розы 422
— тополевая 422
Масленковидные 264
Масленок 242, 234, 263, 269, 270
— белый 269, табл. 35
— желто-бурый 269
— желтоватый 269
— желтый 269, табл. 35
— кедровый 269
— лиственничный 233, 270, табл. 35
— примечательный 270
— рубиновый 270
— рыже-красный 270
— серый 270
— сибирский 269
Массарина 416
Массоспора 73, 75
Медведь 205
Медяница яблонная 75, 79
Медяницы 78
Мелампсора 356, 357
Мелампсоридиум 357
Мелампсоровые 356
Меланкониевые 375, 380, 420, 421, 425
Меланконий 421, 422
— сажистый 422
Меланогастер 320, 330
— броомеанус 330
— сомнительный 330
Меланогастровые 321, 329, 330
Меланолеука 273, 277
— черно-белая 277
Меланоспора 146
Меланоспоровые 145, 146
Меланотениум 350
Меланофиллум 284, 286
Мелиола 211
Мелиолевые 211
Мелколепестник 58, табл. 7
Мерулиопсис тисовый 251, табл. 31

Метаризиум 439
Мечниковия 98
— прекраснейшая 97, 104, табл. 13
— Реукауфа 104
Мизоцитиум 42
Микогоне губительная 447, 448
— розовая 447
Микомалюс бамбуковый 175
Миксосферелла 214, 221—223, 370, 399, 400
— лука 222
— снытн 426
— точковидная 222
Микосферелловые 221, 435
Микоцитрус 158
— оранжевый 159, 165
Микроасковые 116, 128, 131
Микроаскус 116, 130, 131
— треугольноспоровый 132
Микроглоссум 176
Микронектриелла 158, 163
— снежная 163
Микроомфале 273
Микроспорум 120
— гипсовидный 120—122
— шерстистый 121
Микростома вытянутая 192, 193
Микросфера 133, 138
Микротириацистис 20
Микротириевые 211, 212
Микротириум 211
— микроскопический 212
Миксациум 307
Миксия чистоустовая 111
Миксомицеты 7, 159, 161
Миксотрихум 118, 119, 120
Миндаль 109, 143, 388, 397
Мириангиальные 208
Мириангиевые 208
Мириангиум 208—210
Мириогониум одонтиевый 91
Мириостома шейковидная 332, табл. 48
Митруля 184
— палюдоза 177, 184
Мицена 21, 273, 275
— витилис, табл. 38
— кровяноножковая 276
— щелочная 275, 276
Миценаструм толстокожий 320, 332, табл. 50
Млечник 164, 232, 310, 311, 447
— вялый 311
Многоножки 75, 83
Могар 45, 59, табл. 7
Можжевельник 189, 203, 350, 364, 365, табл. 54
Мокрецы 79
Мокруха 272
— еловая 272
— розовая 272
Мокруховые 272
Молиния 168
Моллизия 184, 416
Моллюски 40
Молодило 368
Молочай 364, 368, табл. 54
Молочайные 61
Моль капустная 75
Монакроспориум 417
Монаскострома 214
— иннумероза 214
Монаскус 126
— красный 126
Монаскус пурпурный 126
Монилиевые 376
Монилиния 179, 181
— фруктовая, табл. 21
Монилия 179
Моноблефарелла 32, 33
— Тэйлора 33
Моноблефаридовые 23, 32, 34
Моноблефарис 32, 33
Моноспориум агариковый 447
Монтанея 332, 335
— песчаная 334, 335, 338
Морковь 60, 136, 141, 180, 341, 416, 428, табл. 62
Мортиерелла 68, табл. 10
Мортиерелловые 68
Моршелловые 193
Москиты 28, 29
Мотылек кукурузный 439, 440
— луговой 439
Моховик 263, 267, 268
— астреевый 268
— древесный 268
— желто-бурый 269, табл. 35
— желтомясый 267
— зеленый 165, 267, табл. 35
— каштановый 267
— красноватый 267
— паразитирующий 268
— полузолотистый 268
— припудренный 267
— тупоспоровый 267
Мукор 69
— кистевидный 69
— китайский 69
— мелкий 69
— петриисулярис, табл. 9
— раманниановый 70
— улитковидный 69
Мукоровые 18, 65—69
Мультиклавула 256
— весенняя 256
Муравьи 37, 206, 233
— рыжие лесные 103
Мутинус Равенели 324, 325
— собачий 324, 325, табл. 47
Муха комнатная 78, 206
Мухи 37, 205, 263, 296
Мухомор 260, 287, 447
— Виттадини 280, 281
— вонючий 277—279, табл. 39
— королевский 280
— красный 21, 231, 280, 282, 287, табл. 39
— пантерный 279, 282
— поганковидный 278—280, 39
— порфировый 279
— розовый 277, 282
— серо-розовый 282
— серый 279
Мучнисторосяные 132, 134, 426, 442, 443, 444, 446, табл. 17
Мхи 49, 159, 257, 299, 301, 341, 350
Мытник 358
Мыши 121
Мята 363
Мятлик 134, 167, 355, 398

Н

Навозник 226, 295, 296
— белый 295, 296, табл. 44
— домовый 297
Навозник лохматый 296
— мерцающий 297
— настоящий 297
— рассеянный 297
— серый 295—297, табл. 44
Навозниковые 294
Надсония 98, 104
— продолговатая, табл. 13
Напиццня 119, 121
— загнутая 121
Нарцисс 387, 395
Насекомые 31, 32, 73—76, 78, 83, 84, 113, 159, 162, 170, 173, 205—207, 320, 339, 340, 354, 380, 410, 416, 417, 420, 439, 441
Наукория 309
Негниючник 274
Нейроспора 125, 146, 147, 391
— густая 147
Нектриевидные 425
Нектриопсис 159
Нектрия 158, 159, 161, 370, 416, 430, табл. 19
— беловатая 161
— галлообразующая 160
— гематококка 161
— киноварно-красная 159, 160, 446, табл. 19
— фиолетовая 161
— эписферия 161
— Юнкера 161
Нематоды 30, 50, 81, 82, 380, 416—419
Нематоспора 107
— лещиновая 106, 107
— томатовая 107
— фасолевая 106
— хлопчатниковая 107
Неокосмоспора 159
Неосартория 125
— Фишера 123, 125, табл. 16
Нидуляриевые 320
Нидулярия 316, 317, 322
Ноготки 149
Норичниковые 61, 359
Нотофагус 190
Нуммулярия 149
— дискретная 149
Нут 221

О

Обабок 265, 266
— дальневосточный 265
— окрашенноногий 265
— чернеющий 265
Овес 50, 134, 162, 305, 348, 351, 361, 406
— посевной 351
Овсяница 167, 351, 362
— красная 167
Огневка углелюбивая 305
Огурец 46, 50, 61, 135, 180, 221, 400, 401, 411, 422, 433, табл. 62
Одуванчик 25, 60, 135, 143, табл. 8
— лекарственный 112
Ожика 150
Оидиопсис 141
Оидиум 140
Октавиания 329
— Стефенса 329
Олень 127
Ольпидиопсис 41
Ольпидиум 23—25

Ольха 109, 111, 141, 178, 181, 245, 248, 303, 343, 344
— белая 111
— черная 110
Омфалина 273, 277
— пустошная 277
Онигена 128
— лошадиная 128
— птичья 128
Онигеновые 116, 128
Оомицеты 16, 19, 35, 43, 45, 374, 413, 416
Ооспора 380
Опенок 16, 273, 274, табл. 55
— летний 21, 234, 302, 303, 304, табл. 44
— луговой 273, 291
— настоящий 273, 302
— осенний 164, 233, 273
— серно-желтый 302
Орех грецкий 56, 139, 153, 245, 247, 423, 424, 431
— маньчжурский 249
Орхидеи 56
Орхидные 232, 428
Осина 111, 178, 187, 220, 242, 247, 265, 303, 357, 431
Осиновик 233
— красный 265, табл. 34
Осока 150, 168, 178, 217, 221, 301, 349, 352, 363, 436
Осоковые 168, 180, 349, 350
Осот 60
Остракодерма 197
Остролистник 61
Отидея 200
— заячья 200
— ослиная 200
Оттня 434
Офиоболус 214, 215, 218, 427
— злаковый 219
— фрутикум 218
Офиостомовые 129
Охропсора 366, 367

П

Павлиноглазка 440
Пажитник 61
Пальма 55, 397
— кокосовая 47, 55, 131
— масличная 131, 283
Панэолус 295, 298, 301
Папайя 55
Папоротники 56, 109, 111, 113, 187, 284, 292, 350
Пармелия 431
Пармуляриевые 213
Пармулярия *стиракса* 213
Паслен сладко-горький 25
— черный 25, 438
Пасленовые 54, 55, 61, 62, 141, 161, 278, 433
Паспалюм 171
— расширенный 171
Пастернак 60, 112, 416, 437
Пастушья сумка, табл. 8
Патиссоны 135
Пауки 75, 167, 173
Паутинник 306, 307
— альпийский 306
— арктический 306
Паутинник вонючий 307, 308
— кровавый 307
— съедобный 308
— чернеющий 306
— широкий 307
Паутинниковые 306, 307, 309
Пахилепириум 299
Пекнелла 165
— желто-зеленеющая 165, табл. 19
— кирпично-красная 165
Пелядь 414
Пениофора 250
— сосновая 250
Пеницилл 21, 117, 123, 125, 371, 374, 377—380, 383, 384—387, 392, 442
— алеющий, табл. 56, 57
— зеленоватый, табл. 56
— коримбиферум 378
— лютеум 378
— нигриканс 378
— отмеченный, табл. 57
— пульвиллорум 378
— распростертый 374, табл. 58
— рутулозум 378
— Тома 125, 442, табл. 56, 57
— фреквентанс 378
— с золотистым пигментом, табл. 57
— циклопический, табл. 58
Пенициллиопсис 117, 123, 127
Первоцветные 61
Перелеска 59
Перепончатокрылые 173, 206
Перец 55, 56
Пероноспора 43, 58, 60, 61
— разрушающая, табл. 8
— табака 61
— херниариевая 45
— хмеля, табл. 8
— чистяковая, табл. 8
— шпината 62
Пероноспоровые 35, 42—45, 56—58, 65, 426, табл. 7, 8
Персик 109, 142, 143, 157, 368, 397, 430
Песталотия 421, 423
— чайная 423
Пестрец 247
Петромицес 123, 125
— чесночный 125, табл. 16
Петрушка 60, 180, 416, 437
Петуния 135
Пециломицес 118, 126
Пецица 196
— коричневая 197
— остраходерма 197
— пузырчатая 197
— фиолетовая 197, табл. 25
— фиолетово-черная 197
Пецицевые 116, 191, 196, 202, табл. 23, 24, 25
Печеночница 244
— обыкновенная 244
Печерица 289
Пиедрайа 210
Пиедрайевые 210
Пизолитус красильный 337, 338
Пикнидиальные 424
Пикнидиофора 117, 123
Пикоа 203
Пилаира 68
— кавказская 69
— необычная 69
Пилоболус, или пилобол 68, табл. 11
— длиннотрофоцистный 69
Пилоболус кристаллический 68
— росянистый 69
Пилоболовые 68
Пилильщики 78
Пион 54, 143, 358, 394
Пиптопорус 239, 242
Пиптоцефалидиевые 71
Пиптоцефалис 71, 72
Пиреномицеты 132, 344, 420, 421, 423
Пиренофора 215, 218
— злаковая 406
— овсовая 406
Пиретрум 64
Пирикулярия 398
— рисовая 398, 399
— серая 399
Пиронема 200
— омфалодес 197, 199, табл. 25
Пиронемовые 199, 200
Питиевые 42, 43, 45—48, 51, 56, 67
Питиелла 35
— весенняя 36
Питиогетон трансверзум 49
Питиум 36, 43, 46, 49, 51
— афанидерматум 48, табл. 7
— грацилe 50
— дебарианум 50
— нерегулярный, табл. 7
Петня 192
— кипарисовая 192
— обыкновенная 192
Пихия 98, 99, 102, 103, 106
Пихта 182, 189, 203, 245—249, 357, 430
Плазмопара 43, 58, 59, 60
— астровая 45
— белоснежная, табл. 7
— витикола 57
— подсолнечниковая 45, 57, табл. 7
Планетелла 349
Пластинчатые 260
Платан 153, 155, 247
Платиглоя 341
Плауны 350
Плевел 398, 438
Плевраге 147
Плектасковые 117
Плектомицеты 114, 117, 145
Пленодом 425
Плеоспора 208, 214—218, 408, 427
— травяная 216, 409
Плеоспоровые 215
Плютей 261, 277, 284
— карликовый 284
— олений 277, 281, 284
Повилика 408
Поганка белая 277—279, табл. 39
— бледная 277, 278, 287, табл. 39
Подаксис 332, 335, 336
— пестичный 336, 338
Подаксовые 319, 321, 332, 333, 335
Подгруздок 310
— белый 314, табл. 45
— черный 314
Подлесник 60
Подокрелла порониевидная 167
Подольшаник 271, табл. 36
Подорожник 135
Подострома 158, 159, 166
— кожано-желтая 166
Подосфера 133, 136
Подсолнечник 60, 64, 180, 362, 363, 378, 381, 438, табл. 64

Полевица 167, 168, 352, 355, 362
Полевки 121
Полипоровые 244, 247
Полипорус 247
— изменчивый 247
— чернеющий 248
Полистигма 151
— красная 446
Полистигмовые 145, 151
Полифагус 26
— эвгленовый 27
Полициклюс 213
Полужесткокрылые 173
Полынь 64
Поплавок 231, 277, 281, 282
Поповник 60
Пориевые 244
Порония 149, 150
Портулаковые 64
Поручейник 60, 112
Порфировик 265
— порфировоспоровый 265
Порховка 316, 317, 320, 327, 331
— пустошевая 331
— свинцово-серая 327, 331
— ускоренияющаяся 327, 331
— чернеющая 327, 331, табл. 49
Приболотник белый 309
— желтый 307
Прингшеймия 213
Пролеска 25
Просо 59, 150, 172, 351, 399, 400, 412
Простейшие 40, 416
Прострел 359
Протодонция пиценкола 343
Протомикопсис 111
Протомицес 111
— крупноспоровый 112
— пойменный 112
— толстокожий 112
Протомицетовые 90, 111, 114
Прус итальянский 77
Прямокрылые 173, 206
Псатирелла 295, 297
— бархатистая 298
— бурая 297
— виноградная 298
— Кандолля 297
— карликовая 298
— корончатая, табл. 43
— наклонная 298
Псевдоарахниотус 118, 119
Псевдоболет 268
Псевдобэоспора 284
Псевдографиум 186
Псевдопероноспора 61
— хмеля, табл. 8
Псевдопецица 184
Псевдоплеа 214, 215
Псевдоплектания черноватая 193
Псевдосфериевые 214
Псевдосферия 208
Псевдотсуга 413
Псевдохиатула 273
Псевдохиднум 344
— желатиновый 344
Псилоболетин 270
Псилоцибе 21, 299, 300
— вересковая 301
— влажная 301
— копрофильная 301
— полуланцетовидная 301
— темно-бурая 301
Птицемлечник 362
Птицы 199, 390
Пукциниевые 356, 359
Пукциния 359, 363, 364
Пуллулария 382
— почкующаяся 382
Пульвероболет 268
— Равенеля 268
— сетчатоножковый 268
Пупавка 61
Пупырь 59
Пухоеды 206
Пчела медоносная 113
Пчелы 113, 114, 390
— листогрызущие 113
Пшеница 41, 50, 59, 73, 134, 162, 168, 219, 346, 347, 348, 349, 351, 352, 355, 360, 378, 392, 398, 400, 405, 406, 413, табл. 27, 59
Пырей 150, 168, 219, 352, 362, 399
— ползучий 219, 360

Р

Равнокрылые 173
Радиомицес 70
Райграс 168, 351
Ракообразные 83
Рамария 255
— желтая 256
— Инвала 256, табл. 32
Рамулярия 370
Рапс 64
Ревень 363
Резуха 64
Решеточник 324, 325
— красный 316, 317, 324, 325, табл. 47
Ржавчинные 226, 346, 353, 355, 356, 413, 426, 442, 444, 445, табл. 54
Ризина 196
— волнистая 196
Ризоктония 438
— картофельная 438, 442, 443
Ризопогон 329, 330
— желтоватый 329, табл. 50
— красиеющий 329, табл. 50
— паразитный 316
Ризопус 70
— Кона 69, 72
— малоспоровый 69
— рисовый 69
— японский 69
Ризофагитес 20
Ризофидиум 26, 37
Рипаробиус 198
Рис 69, 162, 351, 382, 389, 393, 398, 405, 406
— водяной 350
Ритисма 185
Рихия 206
Рогатик 230, 396, табл. 30
Рогатиковые 229, 230, 232, 244, 255
Рододендрон 54, 56, 229
Родоспоридиум 98, 350
— диобоватум, табл. 13
Родоторула 98, 105
— золотистая, табл. 13
— клейкая 98, 105, табл. 13
— красная, табл. 13
Рожь 45, 50, 59, 162, 168, 170, 172, 173, 347, 351, 355, 360, 382, 398, 400, 406
Роза 142, 143, 213, 324, 365, 366, 422, 423
Розеллиниевые 145, 147
Розеллиния 147
Розитес 309
Розоцветные 54, 58, 61, 106, 137, 350, 367, 430, 433, 436
Рокцелловые 225
Ромашка 61
Романоа почвенная 167
Румянка лекарственная 360
Рутстроемия 178, 179
Рыбы 35, 3840
Рыжик 64
Рыжик 165, 233, 310, 311, табл. 45
Рябина 149, 203, 219, 340, 365, 366, 367, 424
Рядовка 273, 274
— земляная 273
— серая 273, 274
Рядовковые 273, 275
Ряска 433

С

Саккоболус 198
Саксаул 141, 335
Саксенея 69
— колбовидная 69
Салат 60, 73, 180, 409
Сантаромицес пермаскулюс 206
Сапролегниевые 20, 35, 36, 38, 40, 42, 65, 67
Сапролегния 37, 38, 39, 41, табл. 3
Саранча 75, 440
— азиатская 440
— марроканская 77
— пустынная 440
Саранчовые 75, 77, 79
Саркодон 259
— лощеный 259
— светло-бурый 260
— черепитчатый 259, 260
Саркосома шаровидная 192, табл. 23
Саркосфера толстая 197
Саркосцифа 192
— западная 192
— ярко-красная 192, табл. 23
Саркосцифовые 190, 191, 192, 193
Саркофага альдрихи 76
Сартория 117
Сахаромикодовые 104
Сахаромикоды 98, 104
— Людвига 96, 104
Сахаромицес меллис 99
— Роукса 99
Сахаромицетовые 91, 100, 107
Сахаромицеты 98, 101
Свекла 28, 40, 46, 62, 180, 382, 393, 394, 398, 403, 404, 412, 428
— сахарная 49, 50, 62, 341, 438
— столовая 62
Сверчки 75
Свинуха 273
— гигантская 277
— ложная 277
Свинуховые 165, 268, 271, табл. 37
Свинушка 271, 396
— толстая 271, табл. 37
— тонкая 165, 271, табл. 37
Свинья 205
Себацина 343
— инкрустанс 343

Сейроспора 42
Селиния 159
Сельдерей 60, 112, 404, 437
Сепедониум 165
Септобазидиевые 339
Септобазидиум 339, 340
— Бурти 339
— карестианум 340
Септория 370, 425, 426, 435, 436
— альпикола 436
— ветреницы 436
— двухклетная 436
— злаковая 437
— нодорум 437
— овса 437
— пшеницы 437
— сныти 426, 436
— томатов 438
— тростника 436
— флоксов 438
— щавеля 436
— ячменя 437
Сепультария песчаная 197
Сердечник 64
Серпула 251
— лесная 251
Серушка 311
Сетконоска 324
Сетчатоголовик вытянутый 332
Сетчатокрылые 206
Сидовия 213
Сизигитес 70
— аспергилловый 70
Синедра 36
Синхитриум 24, 25
Синцефалис 71, 72
— роговой 72
Синцефалиструм 71
— кистевидный 71, табл. 9
Синяк 271
Сирения 64
Сиробазидиевые 342
Сиробазидиум 342
— кровяный 342
Сирольпидиум 41
Ситниковые 349
Ситовник 168
Склеродерма 316, 328
Склеродермовые 320
Склероклейста 125
Склероспора 43, 58, 59
— злаковая, табл. 7
Склеротиниевые 175, 178, 179
Склеротиния 178, 180, 181
— клубиевая, табл. 21
Склеротиум 438
Склероцистис 73
Скопуляриопсис 132, 380
— короткостеблевой 372
Скрипица 312
Скумпия 431
Скутеллиния блюдцевидная 200
Скутигеровые 244, 248
Слива 108, 110, 137, 138, 148, 151, 157, 187, 367, 368, 397, табл. 63
Слизевик многоголовый 7
Слизевики 6, 7, табл. 1, 2
Сложноцветные 58, 60, 61, 64, 111, 141, 218, 350, 359, 433, 436
Слоник ильмовый 130
Смоковница 415
Смородина 218, 223, 224, 357, 358, 363
— белая 142
Смородина золотистая 142
— красная 142
— черная 142
Сморчковые 193—195
Сморчок 116, 193, 194
— высокий 193
— конический 193, табл. 24
— степной 194
— съедобный 193
Сныть 44, 59, 112, 436, табл. 7
Собака 121, 205
Совка гамма 79
— сосновая 79, 81
Солнцецвет 204
Сорго 59, 162, 351, 389
Сордариевые 145, 146
Сордария 116, 146
Сороспориум 349
Сосна 37, 54, 56, 127, 131, 182, 185, 186, 187, 188, 192, 196, 203, 204, 233, 244, 245, 251, 262, 265, 266, 269, 271, 303, 311, 314, 356—359, 428, 430, 431, табл. 22
— веймутова 189, 357, 358, табл. 55
— канадская 358
— обыкновенная 189, 262, 358, 413
— сибирская кедровая 189, 357
Сотовик круглоголовый 336, 337
— многоячеистый 337
Соя 50, 61, 62, 69, 368, 382, 411, 421
Спарассис 255
Спаржа 363
Спартиелла 83, 84
Спатулярия 116, 176
Спермофтора хлопчатника 106
Спермофторовые 100, 104, 106, 107
Спилоцея 219
Спинеллус 70
Спирея 138
Спирогира 30, 49, 50
Спонгипеллис 239
Спонгоспора 11
Спороболомицеты 96—98, 105
Спороболомицес розовый, табл. 13
— хольсатикус, табл. 13
Споротрихум 393
Спорыньевые 166—169, 370, табл. 20
Спорынья 21, 166—169, 170, 171, 173, 391
— паспалюма 172, 173
— пурпурная 167, 168, 169, 170—173, табл. 20
Спрагуола 176
Стагоноспора 435
Стахиботрис 313, 415
— чередующийся 382
Стемонитис 10, табл. 2
Стемфилий 63, 379, 380, 383, 408, 409
— обильнокистевой 409
— сарцинообразный 409
Стереовые 244, 253
Стереум 245
— жестковолосый 253, табл. 31
— краснеющий 253
Стереллум сосновый 247
Стеригматомицес 96
Стерильные мицелии 438
Стефанома буроспоровая 443
Стефензия 202
Стигматея 219, 220
— конферта 220
Стигматомицес 206
— лимнофоры 206
Стилопаге 81, 82
Стильбелловые 371, 376
Стиракс 213
Страусопер германский 254
Стрелолист 433
Стробиломицес 264
Стробиломицетовидные 264
Строматосцифе 254
Строфариевые 299, табл. 41, 43, 44
Строфария 299—301
— Горнеманна 300
— полушаровидная 300
— с морщинистым кольцом 299, 300, табл. 41
— сине-зеленая 299, табл. 41
Строчок 116, 194, 195
— гигантский 196
— обыкновенный 196, табл. 24
Сумочник 64
Сусаковые 352
Сфагнум 301
Сфацелия 168, 169, 170
Сфацелотека 349
Сферейные 144—146, 150, 152, 161, 370, табл. 18
Сферероболюс 316, 319, 320, 322
— звездчатый 322
Сферопеция 185
Сферопсидальные 424, 425, 426
Сферопсидные 371, 375, 380, 393, 420, 441, 444, табл. 62
Сферопсис 432, 434
Сферосома 199
Сферотека 133, 142
— крыжовника 142
Сыроежка 164, 310, 312—314, 396, 447
— болотная 315, табл. 45
— жгучеедкая 314
— желтая 314, табл. 45
— золотисто-желтая 315
— ломкая 315
— пищевая 315
— серая 314
— сереющая 314
— сине-желтая 314
— синяя 314
— цельная 315
Сыроежковые 165, 310, табл. 37, 45

Т

Табак 24, 55, 61, 62, 135, 401, 402, 438
Таволга 143, 144, 366, 367
— ясенелистная 367
Таларомицес 117, 126
— Вортмана 126
— желтый 123, 126, табл. 16
— термофильный 126
— Эмерсона 126
Тамнидиевые 70
Тамнидиум 70
— изящный 70, 71
Тамномицес 149, 150
Танатефорус огурцовый 249, 438
Тапезия 184
Таракан 207
Тарелочница 331
Тарихиум 73
Тафридиум 111, 113

Тафридиум зонтичных 113
Тафрина 108
— деформирующая 109
— малая 109
— миндаля 109
— сливовая 108—110
Тафриновые 86, 88, 90, 108, 109, 113
Текафора 349
Теламония 307
Телеболус 198
— карликовый 198
Телефора наземная 250
Телефоровые 229, 232, 249, 258
Телиоспоромицеты 346
Термиты 206, 390, 440
Термоаскус оранжевый 126
Терн 109, 110
Терфезиевые 202
Терфезия 203
Тетракладий 413, 415
Тиелавиопсис 401
— корневой 399, 401, 402
Тиелавия корневая 402
Тиллетиария 350
Тиллециевые 346
Тилопил 265, 266
Тимофеевка 150, 168, 170, 351, 355, 390
Тирмания 203
Тиромицес 240
— Лоу 240
Тифула 257
— инкарнатная 257
— клеверная 257
Тли 75, 81, 396
Тля гороховая **77**
— люцерновая 81
Тмин 112, 136, 437
Толипоспорелла 349
Толипоспориум 349
Толкачик 282
Толокнянка 229
Толстушка 308
Толстянковые 368
Томаты 25, 50, 54, 55, 73, 91, 107, 180, 397, 400, 401, 408, 411, 438, табл. **6**, **61**
Томентелла 258, 259
Тонкопряды 174
Тонкостромовые 425
Тополь 109—111, 140, 157, 203, 204, 265, 357, 422, 430, 431, табл. **62**
Торрубиелла 166
Торулопсис 105
Трайлия 159
Транцшелия 367
Трауcтохитриум 37
— пролиферум **36**
Тремелловые 338, 342
Тремискус 344
— гельвелловидный 344, табл. **53**
Трехиспора 250, табл. **30**
— белоснежная 250
Тридентария **417**
Трикладий 416
Трипосперм 415
Трипоспорина **417**
Трипсы 75
Трипутник 64
Трифрагмиум 366, 367
Трихия 8, табл. **1**
Трихоглоссум 177
— волосистый 176, **177**
Триходерма 21, 165, 377, 379, 380, 381, 393, 442, 444
Триходерма древесная 378, 381
— зеленая 165, 166, 381, 444
— Конинга 381
Трихокладия **133**, 142
Трихокома 128
— странная **128**
Трихолома 274
Трихоломовые 273, табл. **38**
Трихометасферия 404
— турецкая 406
Трихомицеты 19, **83**
Трихопецицелла **182**
Трихоспорон 96, 105
Трихотециум 380
— розовый 444, 446
Трихофея скученная **200**
Трихофитон 120, 121
— гипсовидный **120**, **122**
— персикоцветный 122
Трицелула 415
Тростник 178, 363, 436
— сахарный 59, 131, 162
Трутовик Гартига 246
— душистый 243
— заборный 237
— изменчивый 247
— Каяндера 245
— лакированный 239, **244**, 247
— ложный 237, **242**, 246, табл. **29**
— ложный осиновый 237, 242
— лучевой 247
— многоцветный **239**
— настоящий **230**, 238—240, табл. **29**
— овечий 248
— окаймленный 165, 238, 239, 245, табл. **19**
— пахучий 237, 238
— плоский 238, **239**, 240, 247, табл. **28**
— розовый 245
— рядовой 236, 237
— серно-желтый **238**, 239, 248
— чешуйчатый 247
— Швейнитца 239
— щетинистоволосый 239, 247
Трутовиковые 230
Трюфелевые 116, 127, 175, 201, **202**
Трюфель **201**, **203**, 204, 233, 320, 328
— африканский **203**, 204, табл. **26**
— белый **203**, 204, табл. **26**
— зимний **203**, 204
— итальянский **203**, 204
— кавказский 205
— краснеющий 329, табл. **50**
— летний 201, **203**, 204, 205, табл. **26**
— олений 127, 167, 173, **174**
— степной 205
— черный французский **203**, 205, табл. **26**
Тубария 309, **310**
— мелкая 310
— прозрачная 310
— треугольная 310
Тубер 202
Туберкулина кроваво-красная 445
— наибольшая 445, 446
Туберкуляриевые 376, 445
Туберкулярия 159, 370
— обыкновенная 160
Туидиум 341
Тулостома 317, 319, 332, 333, 335, 337
— бахромчатая 335
— влагалищная **331**, 333, 335
Тулостома волокнистая 335
— желудевидная 335
— зимняя 333
Тулостомовые 321, 332, 338
Турнепс 10
Тыква 61, 135, 221, 422, 434, табл. **7**, **61**
Тыквенные 50, 55, 61, 135, 143, 161, 422, 423, **434**
Тысячелистник 61
Тюльпан 352, 387, 395

У

Удемансиелла 276
— слизистая 276, табл. **38**
— широкопластинковая 273, **276**, табл. **38**
Укроп 136, 437
Улеомицес 208
Унцинула **133**, 139
— ив 140
Урединелла 339, 340
Уромицес 363, 364
Урофликтис 28
Уроцистис 349
Устиляго 349
Устиляговые 346
Устулина 149

Ф

Факопсора 368
Фаллогастер мешковидный **330**
Фаллюс 317, 319, 324
— красноватый 324
Фаллюсовые 316, 318, 320, **321**, 323, 325, 334, 336, 337
Фасоль 107, 141, 161, 180, 223, 411, 421, 438, табл. **61**
Фацидиевые **185**, 190, табл. **22**
Фацидиум 186
— инфестанс **185**
Феллинус 237, 238, 242, 246
— ржаво-бурый 246
— чернополосный 247, табл. **28**
Феллориния 316, 332, 334
— геркулесовая 335, 338, табл. **48**
— шишковатая 317, 333, 334, табл. **46**
Фенхель 60
Феолепиота 284, 294
— золотистая 294
Феомаразмиус 309
Фиалея 183
Фиалка 352
Фиалковые 350
Фиалоцефала 415
Фибулопория 244
— кремовая 244, табл. **28**
— манна 244, табл. **28**
— моллюска 244
Физалоспора 432
— обтуза 432
Физарум 10, табл. **2**
Физодерма 27, 28
Фикомицес 70
Филариомицес 207
Филлактиния 133, 140, 141
Филлахора 150, 208
— злаковая **150**
Филлахоровые 145, 150, **151**

Филлопор 268
— красно-желтый 268
Филлостикта 427, 435
— сныти 426
Фисташка 106, 107
Фистулина 244
Фистулиновые 244
Фитофтора 43, 47, 49, 51, 52
— инфестанс 53
— паразитическая 55
— циннамоми 56
Фитофторовые 45, 51
Фламмулина 273, 276
Флебия 251
— гигантская 251
Флегмациум 307
Флеогена 341
— фагинеа 342
Флеогеновые 339, 341
Фликтохитриум 37
Флокс 135, 437, 438, табл. 17
Фолиота 299, 303, 305
— чешуйчато-толстая 306
Фома 380, 425, 426, 427, 435
— корня 428
— Маршала 378
— незначительный 428
— Рострупа 428
— сборный 427
— свеклы 428
— сосновый 428
Фомитопсис 239, 245
Фомопсис 155, 156, 426, 429
— вексанс 429
— дубовый 156
— неясный 155
— сереющий 429
— цитрусовый 429
— яблоневый 155
Фрагмидиум 20, 365
Фрагмотритес 20
Фузариум 21, 22, 158, 159, 161—163, 370, 374, 378—380, 381, 383, 392, 409, 410, 411, 413, 443, табл. 60
— водопроводный 161
— злаковый 162
— картофельный 161
— ксилярневидный 163
— монилиформный 162
— оксиспорум 378
— снежный 163
Фузикладиум 219
Фулиго 7, 10, 161

Х

Халара дубовая 131
Хамигера 125
Хаоборус 79
Хариота 213
Хвоевертка 441
Хейлимения 201
Хемилейя 368
Хетоклядиум 72
Хетомелла 380, 425, 426
Хетомиевые 145, 146
Хетомиум 116, 145, 370, 378
Хетотириевые 211
Хетотириум 211
Хинное дерево 56
Хитономицес 206
— атрикорнис 206
Хитридиевые 23, 32, 35, 37, табл. 5
Хитридиомицеты 19, 23, 85, 106, 413, 442
Хламидопус Мейена 334, 335
Хлебное дерево 55
Хлопчатник 46, 55, 106, 107, 141, 378, 381, 389, 393, 396, 401, 402, 408, 411, 412, 438, табл. 59
Хлорофиллум 284, 293, табл. 43
Хмель 61, 143, табл. 8
Хоанефора 71
— триспоровая 71
Холобазидиомицеты 228
Хризантема 434
Хризомикса 359
Хрущ майский 439

Ц

Цветохвостник 317, 325
— Аргера 325, 336, 337, табл. 47
— яванский 316, 324, 325, табл. 47
Целомомицес 28, 29
Центроспора 415
Церамиум 46
Цератиомикса 10, табл. 1
Цератосфера серая 399
Цератоцистис 85, 116, 129, 443
— бахромчатый 129, 131
— буковый 129, 131
— вязовый 129
— еловый 131
— ипс 131
— меньший 131
— пилифера 131
— странный 131
Цериномицес 345
Церкоспора 370, 402—404
— кофейная 404
— свекольная 403
— сельдерея 404
Церкоспорелла 398
— герпотрихоидес 398
Церрена одноцветная 240
Цефалоспориум 439, 440
Цианодерма 159
Цианоцефалюм 159
Циатус 321
Циборня 179, 181
Цикады 75, 77, 78, 173
Цикломицес 241
Циклопорус 241
Цикута ядовитая 112
Цилиндрокарпон 159, 370
— яблоневый 161
Цилиндроспорий 421, 424
— вязовый 424
— зимний 424
— каштановый 424
— ореховый 424
— пятнающий 424
— хризантем 424
— яблочный 424
Цинния 407
Цинтрактия 352
Цирцинелла 70
Цистодерма 284, 286, 293, 294
— амиантинум 294
— зернистая 294
— киноварно-красная 294, табл. 43
— шелушистая 294
Цистопаге 81
Цистоповые 43—45, 63, 64
Цистопус 43, 63
— кандидус 45, табл. 8
— тропический 45
Цитрусовые 55, 56, 91, 209, 210, 387, 422, 428, 429
Цитоспора 157, 430
— виноградная 157
— золотистоспоровая 157
— красноватая 157
— Шульцера 430, 431
Циттариевые 190, 191
Циттария 190
— Ганна 191
— Гукера 191
— Дарвина 190
Цифелловые 244, 253, 254
Цифеллопсис аномальный 254
Цициннободюс 426
— Цезати 443, 444, 446

Ч

Чага 242
Чай 149, 223, 423
«Чайный гриб» 104
Частуха 27, 352
Частуховые 352
Червецы 162
Черемуха 110, 137, 435
Черепашка вредная 439
Черешня 109, 151, 153, 157, 160, 187, 188, 424, 430
Черника 138, 211, 215, 229
Черноголовник 61
Чернушка 314
Чеснок 351, 363
Чесночник 275
Чешуекрылые 439
Чешуйчатка 305, 309
— золотистая 306, табл. 43
— обыкновенная 305, табл. 44
— огненная 306
— разрушающая 306
— толстая 306
— углелюбивая 305
Чина 61, 364
Чистотел 357
Чистяк 61
Членистоногие 75, 167

Ш

Шалфей 136
Шампиньон 21, 164, 230, 231, 232, табл. 40
285, 286, 287, 289, 290, 296
— Бернарда 234, 290, табл. 41
— двуспоровый 234, 286—288, 300, табл. 40
— желтокожий 289
— изящный 286, 289
— лесной 233, 286, 289, табл. 49
— обыкновенный 286, 288—291, табл. 41
— пестрый 289
— полевой 232, 286, 289, 291
— таблитчатый 290
Шампиньоновые 284
Шапочка сморчковая 194, табл. 24
Шаровидковые 425

Шванниомицеты 98, 103
Шелковица 141, 148, 245, 247, 397, 424
Шелкопряд кольчатый **77**
— тутовый 439
Шизосахаромицеты 96, 100
— восьмиспоровый 100
— помбе 100, 101
Шизостома разорванная **334**
Шизофилловые 244, 254
Шиитаке 234
Шиповник 218, 365
Шишкогриб 264
— хлопьеножковый **264**
Шоиромицес 202
Шпинат 62

Щ

Щавель 136, 363
Щелелистник 254
— обыкновенный 254
Щелкуны 75, 79
Щетинник 59
Щирица 64
Щитовка 339, 340, **441**
— ивовая 340
— калифорнийская **441, 442**

Э

Эвглена 26, 27
Эдоцефалюм 370
Экзобазидиальные 228
Экзобазидиум 229
— брусничный 228, 229
Эккриновые 84
Эксидиопсис 338, 342
— известковый 343, табл. **53**
— левкофеа 343
— серо-коричневый 343
Эксидия 338, 343
— гландулоза 344
— рециза 344, табл. **53**
— сахарина 344
Эксципулевые 425
Эктрогелла 35, 37
— бациллярная **36**
Эктрогелла ликмофора **36**
Элафомицес 127, 233
— зернистый **127**
— пестрый 127
— сетчатый 127
— угольно-черный 127
Элафомицетовые 117, 127
Элодея 30
Эльсиноэ 208—210
Эмерицелла 117, 124
— гетероталличная 125
— лежачая 123—125
— мелкоморщинистая 125
— четырехлинейная 125
Эмерицеллопсис 118, 123, **126, 370**
— почвенный, табл. **16**
Эммонсиелла 122
— капсульная 122
Энартромицес 207
Эндогоне 72, 73, **74**, 233
Эндогоновые 65, 72, 73
Эндокохлус 81, 82
Эндомикопсиды 98
Эндомикопсис 106
— весенний 91
Эндомицес Линднера 91
— Магнуса 91
Эндомицетовые 89—91
Эндонтихум шляпочный **336**
Эндотия 155
— паразитическая 155, **156**
Эндофиллум 368
Энтеробриус 84
— элегантный **83**
Энтомоспорий 421, 424
— пятнистый 424
Энтомофтора 73, 75
— апикулята, табл. 12
— Грилли, табл. **12**
— дугоспоровая, табл. 12
— комариная, табл. 12
— коническая, табл. 12
— корончатая, табл. 12
— мушиная, табл. 12
— ризоспора 76, табл. 12
— сепулхалрис **76**
— сфероспермa, табл. 12
— Такстера, табл. 12
— тли, табл. 12
— Фрезениуса, табл. 12
— шиповатоспоровая, табл. 12
Энтомофтора эхиноспермa **76**
Энтомофторовые 65, 73, 74, **75, 76**, 80—82, 439, табл. **12**
Энторриза 349
Эпицелия 184
— фасцикулярис 184
Энцелоидовые 184
Эокронарциум 341
— мусцикола **345**
Эпидермофитон 120
Эпихлое 167
— рогозовидная **166, 167**, 446
Эремаскус 91
— фертильный 87
Эремотециум Эшби 106, **107**
Эризифе 133, 134, 135
Эризифовые 132, 133
Эуаскомицеты 89, 114, **115**, 116
Эударлюка осоковая 444
Эузодиомицес 207
Эупенициллиум 125, 126, табл. **15**
— Брефельда 125
— корковидный 125
— мелкий 125
— Шира 125
Эупероноспора 61
Эуроциевые 88, 114, 116, 118, **123**, 124, 129, 370, табл. **16**
Эуроциум 124
— галофильный 124
— гербарный 124
— ползучий 123, 124, табл. **16**
Эутипа 151
Эхиноспорангий 69
— поперечный, табл. **9**

Я

Яблоня 46, 50, 54, 55, 73, 136—138, 148, 149, 155, 156, 160, 180, 219, 220, 223, 245, 306, 364, 365, 397, 423, 424, **427**, 430, 431, 432, 435, табл. **17, 27, 54, 62**
Ясень 131, 190, 225, 245, 247, 248, 271, 306, 340, 431
— обыкновенный 189
Ясколка 61
Ячмень 59, 134, 162, 168, 219, 346—348, 351, 352, 360, 362, 382, 398, 405, 406, табл. **61**

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

A

Abortiporus biennis 239
Absidia 70, 73
— corymbifera 69
— ramosa 69
Acaulopage 81, 82
Acellaria 83, 84
Aceraceae 109
Achlya 37, 39
— flagellatae 38
— oblongata 38
— prolifera 38
— radiosa 38
Acrasieae 11
Acremonium 123, 370, 374, 380
— alternatum 219
Acrospermum 225
Actinomucor 70
— elegans 69, 70
Aedes aegypti 80
— dorsalis 80
Aegopodium podagraria 436
Agaricales 164, 273
Agaricus 231, 232, 284, 286, 287
— arvensis 286, 288, 289
— augustus 286
— bernardii 286, 290, табл. 41
— bisporus 164, 234, 286, 287, табл. 40
— bitorquis 286, 288
— campester 232, 286, 288, 289, табл. 41
— comtulus 286, 289
— meleagris 286, 289
— silvaticus 233, 286, 289, 290, табл. 49
— silvicola 286
— subperonatus 286, 288
— tabularis 286, 290
— xanthoderma 286, 289
Agonomycetales 438
Alatospora acuminata 415
Albatrellus 248
— confluens 248
— ovinus 248
Aleuriosporae 375
Aleurodiscus 344
Alismataceae 352
Aleuria aurantia 200, табл. 25
Allium 63
Allomyces 30, 31, 106
— arbusculus 31
— javanicus 32
— macrogynes 32
Alnicola 309
Alopecurus 352
Alternaria 374, 378, 382, 406, 407
— brassicae 408, табл. 61
— cuscutocidae 408
— dauci 408
— dianthicola 408
— oleracea 407
— solani 407, 408
— tenuis 382, 407, 408, 415
— tenuissima 407
— zinniae 407, 408
Amanita 260, 277, 287, табл. 39
— caesareaoides 282
— caesaria 281
— mappa 279
— muscaria 231, 280, 287, табл. 39
— — var. umbrina 280
— pantherina 279
— phalloides 277, 287, табл. 39
— porphyria 279
— regalis 280
— rubescens 282
— virosa 278, табл. 39
— vittadinii 280, 281
Amanitaceae 277
Amanitopsis 231, 282
Amauroascus 117, 119
— verrucosus 119
Amoebidiales 84
Amorphotheca resinae 401
Amylocystis 241
Amyloporia 241
Anchusa arvensis 360
— officinalis 360
Anellaria 295, 298, 301
— semiovata 298
— sepulchlaris 298
Anemone nemorosa 350
— ranunculoides 436
Anguillospora longissima 413
Annelophora africana 372
Anopheles 80
Anomoporia 241
Anthostoma 152
Anthracobia melaloma 200
Anthurus archeri 325, 336, 337, табл. 47
— javanicus 317, 324, табл. 47
Aphanomyces 37
Aphanomycopsis 35
— desmidiella 36
Aphyllophorales 164, 230, 234
Apiocrea 159, 164
— chrysosperma 159, 164
Aplanes 38, 39
Arachniotus 117—119
— candidus 119
— ruber 119
Arcticomyces warmingii 229
Arcyria 10, табл. 1
Armillariella 273, 274
— mellea 164, 233, 273, 274
Arthoniaceae 223
Arthrobotrys 371, 373, 417
— dactyloides 419
— entomophaga 417
— oligospora 417
— perpasta 417
— superba 417
Arthroderma 118, 119, 121
Arthrosporae 375
Aschersonia 442
— aleurodis 442
— confluens 442
— flava 442
— placenta 442
Ascobolaceae 191, 197
Ascobolus 88, 198
— geophilus 197
— immersus 198
— magnificus 199
— stercorarius 88, 198
Ascochyta 432
— aquatica 433
— boydii 433

Ascochyta caulicola 433
— chrysanthemi 434
— cucumeris 221, 433, табл. 62
— fabae 433
— pinodes 221, 433
— pisi 433
— rabiei 221, 433
Ascochytites 426
Ascodesmis 114, 199
— nigricans 199
Ascoloculares 208
Ascomycetes 19, 85, 92
Ascophanus 199
— carneus 199, табл. 25
Ascophyllum nodosum 436
Ascopolyporus polychrous 175
Ascosphaera 113
— apis 113, 114
— proliperda 113
Ascosphaerales 90, 113, 114
Aspergillales 117
Aspergillus 117, 123, 124, 380, 381, 387, 440
— alliaceus 125, 388
— amstelodami 392
— awamori 389
— clavatus 392
— cremeus 388
— carbonarius 375, 389
— candidus 388
— effusus 388, 390
— fischeri 388
— flavipes 440
— flavus 388, 390, табл. 58
— flavus-oryzae 389, 440
— foetidus 389
— fumigatus 172, 125, 388, 391, 440, табл. 56
— glaucus 124, 388, 392
— nidulans 86, 124, 375, 388, 391
— niger 21, 375, 388, 389, 440, табл. 58
— ochraceus 388, табл. 56
— ornatus 388
— oryzae 390
— parasiticus 390
— repens 392
— ruber 392
— sydowii 392
— tamarii 390, 440
— ustus 388, 392
— versicolor 375, 388, 391, 392
Aspidiotus osborni 339
Asterina 211
— veronicae 212
Asterinaceae 211
Asterionella formosa 26
Asteromella 212
Asterophora 310
— lycoperdoides 310
— parasitica 310
Asterostroma medium 255
Astraeus hygrometricus 268, 329, 332, табл. 50
— pteridis 329
Asymmetrica 384, 386
— fasciculata 384
Athelia bicolor 250
— byssina 250
Atichia 210
— milleardetii 210
Atichiaceae 210
Aureobasidium pullulans 382
Aureoboletus 268
— cramesinus 268
Auricularia 341
— cornea 341
— mesenterica 341
— polytricha 341
Auriculariaceae 339, 340
Auriculariales 338
Avena 352

B

Badhamia 8
Balansia 167, 168
Balsamia 207
Bangia 49
Barya 166, 174
— lichenicola 174
— parasitica 174
Basidiomycetes 19, 92, 226, 233
Basidiophora 43, 57, 58
— entospora 44, 58, 59
— kellermanii 58, 59
Batistia 127
— annulipes 114
Battarea 316, 321, 332
— phalloides 334
Bdellospora 82
Beauveria bassiana 439—441
— tenella 439
Belonidium 182, 183
— adenostylidis 183
— corticale 182
— elegantulum 183
— leucophaeum 182, 183
— mollisimum 182, 183
— sulphureum 183
Bertia 174
Bettsia alvei 113
Betulaceae 109
Biatorella 430
Biverticillata — Symmetrica 383, 384, 386
Blastocladia 29, 30, 54
Blastocladiales 28
Blastocladiella 29, 30, 106
— emersonii 30
Blastosporae 375
Boletaceae 165, 261, 268
Boletellus 264
Boletinus 263, 270
— asiaticus 270, табл. 36
— cavipes 270, табл. 36
— lariceti 270
— paluster 270
Boletoideae 264
Boletopsidaceae 244, 248
Boletopsis 240, 248
— subsquamosa 248
Boletus 234, 263, 396
— appendiculatus 266
— calopus 266
— edulis 231, 233, 266, 286, табл. 34
— erythropus 267
— fechtneri 266
— impolitus 266
— junquilleus 266
— luridus 263, 266, табл. 34
— queletii 267
— regius 266
— satanas 263, 264, 266, табл. 34
Bondarzewia 240, 248
— montana 248
Bondarzewiaceae 244, 248
Botryosphaeria 212, 432
— dothidea 212
— festucae 212
— foliolorum 212
Botryosphaeriaceae 212
Botrytis 393
— allii 395
— anthophila 394
— cinerea 393, табл. 59
— fabae 395
— narcissicola 395
— tulipae 395
Bourdotia 343
— galzinii 343
Bovista 316, 318, 320, 327, 331
— nigrescens 327, 331, табл. 49
— pila 327
— plumbea 327, 331
— pusilla 331
— radicata 327, 331
Bremia 57, 60
— centaurea 60
— lactucae 60, табл. 8
— lampsanae 60
— tulasnei 60
Brettanomyces 95, 105
Brevilegnia 38
Briopsis 37
Bromus 352
Bulgaria inquinans 183
Bullera 96, 97
Byssochlamys 114, 117, 118
— fulva 117, 118
— nivea 118, 119

C

Calcarisporium arbuscula 447
— parasiticum 443
Calocera cornea 345
— viscosa 345, табл. 32
Calocybe gambosa, табл. 38
Calonectria rigidiuscula 163
Calostoma 319, 328
— cinnabarina 328, табл. 50
— lutescens 328
Calvatia 316, 318, 323, 326
— candida 331, 337
— cyathiformis 337
— excipuliformis 326, табл. 48
— lepidophora 326, 337
— lilacina 326, 330
— utriformis 326, 330, 331
Calycella citrina 183, табл. 21
Camarophyllus 272
— niveus 272
Camarosporium 435
— varium 435, 436
Campylospora chaetocladia 415
Candida 95, 98, 103, 105, 106, 370
— albicans 99, 105
— frigida 106
— gelida 106
— guilliermondii 106
— humicola, табл. 13
— lipolytica 106
— nivalis 106
— pulcherrima 104
— scottii 106
— sloffii 99
— stellatoidea 105
— tropicalis 106
— utilis 106

Cantharellaceae 244, 257
Cantarellula 273
Cantharellus cibarius **257**
Capnodiaceae 211
Capnodiales 210
Capnodium 210, 211
— salicinum 211
— tiliae 211
Carex physodes 436
Catenaria 30
— allomycis 29, 30
— anguillulae 30
— sphaerocarpa 30
Catenularia 374
Centrospora acerina 416
Cephalosporium 439, 440
— lecanii 439, 440
Cephalotheca savoryi 114
Ceramium 46, 49
Ceratiomyxa 10, табл. 1
— fruticulosa 10
Ceratocystis 116, 128, 129
— fagacearum 129
— fimbriata 129, 131
— ips 131
— minor 131
— paradoxa 131
— piceae 129, 131
— pilifera 129, 131
— ulmi 129
Ceratosphaera grisea 399
Cercospora 370, 402
— apii 404
— beticola 403
— coffeicola 404
— roessleri 404
— sessilis 404
— vitiphylla 404
— vitis 404
Cercosporella 398
— herpotrichoides 398, табл. 59
Cerinomyces 345
Ceriosporiopsis halima 88
Cerrena unicolor 240
Chaetocladium 72
Chaetomella 380, 425
Chaetomiaceae 145
Chaetomium 116, 145, 378
— cochlioides 145
— globosum 145
— murorum 145
— zopfii 145
Chaetothyriaceae 211
Chaetothyrium 211
— babingtonii 211
Chalara quercina 131
Chaoborus 79
Chara 49
Cheilimenia 201
Chionaspis salicis 340
Chitonomyces 206
— atricornis **206**
Chlamydopus meyenianus 334, 335
Chlorophyllum 284, 293
— molybdites 293, табл. 43
Choanephora 71
— trispora 71
Choiromyces 202
— meandriformis **203**, 204, табл. 26
Chrysomyxa 359
— abietis 359
— deformans 359
— ledi 359
Chrysopa ventralis 439
Chytridiales 23
Chytridiomycetes 19, 23
Ciboria 179, 181
— amentacea 181
— betulae 181
— caucus 181
Cicinnobolus 426
— cesatii 443
Cimex lectularius 440
Cintractia 352
Circinella 70
Cladochytrium **26**
— tenue 27
Cladophora 49
Cladosporium 373, 374, 383, 399, 400
— cucumerinum 400, 401
— fulvum 400, 401, табл. 61
— herbarum 400, 401
— macrocarpum 400
— resinae 401
— transchelii 383
Clastoderma debaryanum 7
Clathrus 319, 321
— ruber 316, 317, 324, табл. 47
Clavaria 256, табл. 30
Clavariaceae 229, 232, 244, 255
Clavariadelphus 256
— junceus 256, табл. 32
— truncatus 256
Clavariopsis aquatica 413, 414, 416
Clavatospora longibrachiata 414, 416
Claviceps 88, 166
— paspali 171, **172**
— purpurea 167, **170**, 391, табл. 20
Clavicipitaceae 167
Clavicipitales 166
Clithris 186
— quercina **185**, 187
Clitocybe 273, 275
— cerussata 273
— dealbata 273
— infundibuliformis 273, 275, табл. 38
— nebularis 273, 275
— odora 275
Coccomyces 186, 187
— coronatus 187
— hiemalis 187
Coccophacidium 186
— pini **185**, 187
Cochliobolus mijabeanus 406
— sativus 86, 406
Cochlonema **81**, 82
Coelomomyces 28, 29
— punctatus 30
Cokeromyces 70
Coleosporium 359
— campanulae **360**
— pulsatillae 359
Collembola 416, 417
Colletotrichum 374
— gloeosporioides 422
— lagenarium 422, табл. 61
— lindemuthianum **421**, табл. 61
Collybia 275
— cirrhata 273
— confluens 273, 275
— cookei 273
— dryophila 273, 275
Conidiobolus 75
Coniophora 251
— cerebella 251
— puteana 251, табл. 32
Coniophoraceae 229, 233, 244, 251
Coniophorella 251
Coniothyrium 380, 441, 431
— concentricum 431
— diplodiella 431, **432**
— fuckelii 431
— lichenicolum 431
— minitans 444
— piricolum 441, 442
— vagabundum 216
Coprinaceae 294, 298
Coprinus 295, 296
— atramentarius 295—297, табл. 44
— cinereus 296, 297
— comatus 295, 296, табл. 44
— disseminatus 297
— domesticus 296, 297
— micaceus 296, 297
— plicatilus 295, 297
— radians 295
— sterquilinus 296
Coprobia 201
— granulata 201
Cordyceps 115, 127, 166, 173, 441
— capitata 167, 173, **174**
— clavicipiticola 173
— clavicipitis 167, 173
— clavulata 441
— elongata 173
— gunnii 166
— militaris 166, 173, табл. 20
— ophioglossoides 167, 173, **174**
— paludosa 166
— sinensis 173
— tuberculata 173
Coregonus peled 414
Coriolellus serialis 236, 237
Coriolus 245
— cervinus 245
— hirsutus 245
— sinuosus var. vaporarius 245
— vaporarius 237
— versicolor 236, **239**, 245
Corticiaceae 244, 248
Cortinariaceae 306
Cortinarius 306, 307
— alboviolaceus 306
— alpinus 306
— arcticus 306
— esculentus 308
— infractus 306
— largus 307
— nigricans 306
— sanguineus 307
— traganus 307, **308**
— triumfans 307
— varius **307**
Coryne sarcoides 183, табл. 21
Coryneum **20**, 423
— microstictum **421**, 423
Craterellus cornucopioides 258, табл. 32
Cribraria 8
Crepidotaceae 309
Crepidotus 310
— calolepis 310
— mollis 310
Cronartium 357
— asclepiadeum 358
— flaccidum 358
— quercus 358
— ribicola 357, 358, табл. 55
Crucibulum 316, 322
— laeve 322, табл. 48
Cryptococcus 98, 105

Cryptococcus albidus 105
— diffluens 101
— laurentii 105, табл. 13
— neoformans 99, 105
— terreus 105
Cryptomela 380
— acutispora 380
Cryptomyces 186
— grandis 185
— maximus 186
— pteridis 185, 187
Cryptosphaeria 152
Ctenomyces 118
— serratus 119, 120
Cucurbitaria 215, 218, 427, 434
— alongata 218
— caraganae 217, 217
— occulta 218
— rhamni 218
Cudonia circinans 176
Culcidae 79, 80
Culex annulatus 79
— nemorosus 79
— pipilus 79, 80
Cunninghamella 72
— echinulata, табл. 9
Cunninghamellaceae 72
Curvularia 374
Cyanocephalum 159
Cyathus 316, 321, 322
— olla 322
— striatus 322, табл. 48
Cyclomyces 241
Cycloporus 241
Cylindrocarpon 159, 370
— mali 161
Cylindrosporium 424
— castanicola 424
— chrysanthemi 424
— hiemale 421, 424, 187
— juglandis 424
— maculans 424
— pomi 424
— ulmi 424
Cyperaceae 349
Cyphellaceae 244, 253, 254
Cyphellopsis anomala 254
Cystoderma 284, 293
— amianthinum 294
— carcharias 294
— cinnabarinum 294, табл. 43
— granulosum 294
Cystopaceae 63
Cystopage 81
Cystopus 63
— bliti 64
— candidus 45, 63, 64, табл. 8
— portulacae 64
— swertiae 64
— tragopogonis 64
— tropicus 45
Cytospora 157, 374
— chrysosperma 157
— leucostoma 157
— nivea, табл. 62
— rubescens 157
— schulzeri 430, 431
— vitis 157
Cyttaria 190
— darvinii 190
— gunnii 191
— hariotii 190
— hookeri 191
Cyttariales 190

D

Dacrymyces 341, 345
— deliquescens 345, табл. 32
Dacrymycetaceae 338, 344
Dacryopinax spathularia 345
Dactylaria 417
— candida 418
Dactylis 352
Dactylium dendroides 164
Daedalea 245
— confragosa 245
— dickensii 245, 246
— quercina 245, 246
Daldinia 149
— concentrica 149
Darluca 426
— filum 442, 445
Dasyscyphella caliciformis, табл. 21
Dasyscyphus 182
— bicolor 182
— clandestinus 182
Debaryomyces 97, 99, 103
— cantarellii 103, табл. 13
— formicarius 103
— hansenii 103
Deightoniella 374
Dematiaceae 376
Dendrosphaera 128
— eberhardtii 128
Dermateaceae 184
Dermatosorus 349
Dermocybe 307
Deuteromycetes 19, 92, 370
Deuterophoma 428
— tracheiphila 428, 429
Diaporthaceae 155
Diaporthales 426, 115, 152, 426
Diaporthe 155, 427
— ambigua 155
— cinerescens 430
— perniciosa 155, 156
— vexans 155, 156
Diaspidinae 441
Diatrypaceae 145, 151
Diatrype 151, 152
— disciformis 151
Dichomyces 206
Dictyocephalos attennatus 332
Dictyonema 251
Dictyophora 317
— duplicata 317, 324, табл. 47
Dictyostelium discoideum 12
Dictyuchus 38, 39
— monosporus 38
Diderma, табл. 2
— alpinum 9
Didymella 214, 221
— applanata 221
— bryoniae 221, 433
— cannabis 221
— exigua 221
— fennica 221
— pinodes 221, 433
— proximella 221
— quercina 221
— rabiei 221
Didymium 8
— nigripes 9
Didymosphaeria 215, 434
— conoidea 215
— diplospora 215
— minuta 215
Didymosphaeria peltigerae 215
Dimargaritaceae 72
Dinemasporium 425
Diplocladium minus 164
Diplodia 20, 426, 434
— cannabinis 435
— herbarum 434
— thallasi 434
— zeae 434, 435
Dipodascaceae 89, 90
Dipodascus 90
— aggregatus 91
— albidus 90, 91
— uninucleatus 91
Diptera 440
Discella 425, 431
Disciseda 320, 331
— bovista 331, 333
— calva 333
— candida 331
Discina ancilis 196, табл. 23
Doassansia 349
— alismatis 352
Doassansiopsis 349
Dothichiza 431
— ferruginosa 431
— populea 431
Dothideales 214
Dothiora 213
Dothioraceae 213
Dothiorales 212
Dothiorella 212
— quercina 443

E

Eccrinales 84
Echinosporangium 69
— transversalis, табл. 9
Echinostelium minutum 7
Ectrogella 35
— bacillariacearum 36
— licmophora 36
Elaphomyces 127, 233
— anthracinus 127
— granulatus 117, 127
— reticulatus 127
— variegatus 127
Elaphomycetaceae 117, 127
Elsinoë 209, 210
— ampelina 208—210
—. fawsetii 209, 210
— veneta 210
Emericella 117, 124
— heterothallica 125
— nidulans 86, 123, 124
— quadrilineata 125
— rugulosa 125
Emericellopsis 117, 123, 126
— glabra 126
— minima 126
— terricola 126, табл. 16
Emmonsiella 122
— capsulata 117, 122
Enarthromyces 207
Encoelia fascicularis 184
— furfuracea 184
Encoelioideae 184
Endocochlus 81, 82
Endogonales 72
Endogone 72, 73, 74, 233
— lactiflua 73

Endogone malleola 73
— pisiformis 73
— sphagnophila 73
Endomyces 91
— decipiens 90
— geotrichum 91
— lindneri 91
— magnusii 88, 91
Endomycetaceae 89, 91
Endomycetales 85, 89, 90
Endomycetes 92
Endomycopsis 91
— vernalis 91
Endophyllum 368
— euphorbiae-silvaticae 368
— sempervivi 368
Endothia 155
— parasitica 115, 155, 156
Endotychum agaricoides 336
Enterobryus 84
— elegans 83
Entomophthora 73
— aphidis, табл. **12**
— apiculata, табл. **12**
— aulicae 79, 81
— coleopterorum 78
— conglomerata 79
— conica, табл. **12**
— coronata 78, 81, табл. **12**
— culicis, табл. **12**
— curvispora, табл. **12**
— echinosperma **76**
— echinospora 78, табл. **12**
— erupta 75, 76
— exitialis 81
— fresenii 76, 77, табл. **12**
— grilli 75, 80, табл. **12**
— muscae 78, 80, табл. **12**
— rizospora **76**, табл. **12**
— sepulchalris **76**
— sphaerosperma 75, 76, 78, табл. **12**
— thaxteri, табл. **12**
Entomophthoraceae 73
Entomophthorales 73
Entomosporium 424
— maculatum 421, 424
Entorrhiza 349
Entyloma camusianum 351
— dactylidis 351
— dahliae 352
— oryzae 351
Eocronartium 341
— muscicola 341, **345**
Epichloë 166
— typhina 166, 446, табл. **20**
Epidermophyton 120
Eremascus 91
— fertilis 87
Eremothecium 106
— ashbyi 90, 106, 107
Erineophilus minor 138
Erysiphales 132
Erysiphe **133**, 134
— cichoracearum 135, 136, табл. **17**
— — f. cucurbitacearum 135
— communis 135, 136
— graminis 134
— labiatarum 136
— umbelliferarum 136
Euascomycetidae 87, 89, 114
Eudarluca caricis 444
Eupenicillium 117, 125, табл. **15**
— brefeldianum 125
— crustaceum 125
Eupenicillium parvum 125
— shearii 125
Euperonospora 61
Euritemara hirundoides 40
Eurotiaceae 123
Eurotiales 85, 114, 116, 117
Eurotium 117, 124
— amstelodami 124
— halophilicum 124
— herbariorum 124
— repens 123, 124, табл. **16**
— tonophilum 124
Euryancale sacciospora 82
Eutypa 151
Euzodiomyces 207
Excipulaceae 425
Exidia 338, 343
— glandulosa 344
— recisa 344, табл. **53**
— saccharina 344
Exidiopsis 338, 342
— calcea 343, табл. **53**
— griseo-brunnea 343
— leucophaea 343
Exobasidiales 228
Exobasidium 229
— vaccinii 228, 229
— vexans 229

F

Fagaceae 109
Fibuloporia 244
— cremea 244, табл. **28**
— mappa 244, табл. **28**
— mollusca 244
Filariomyces 207
Fistulina 244
— hepatica 244
Fistulinaceae 244
Flammulina 273, 276
— velutipes 273, 276
Fomes fomentarius 238, 239, табл. **29**
Fomitopsis 239, 245
— annosa 233, 238, 245
— cajanderi 245
— pinicola 165, 238, 239, 245
— rosea 245
Formica rufa 103
Fuligo 7
— septica 161
Funaria hygrometrica 299
Fungi imperfecti 92, 370
Fusarium 158, 159, 370, 378, 379, 409, **410**
— aqueductum 161
— avenaceum 411, 412
— culmorum 411, 412
— gibbosum 411
— graminearum 162, 411, 412, табл. **60**
— heterosporum 411, 413
— javanicum 411
— moniliforme 162, 411, 413
— nivale 163, 411, 412, табл. **60**
— oxysporum 378, 411, 412, табл. **60**
— sambucinum 413
— semitectum 411
— solani 86, 161, 411, 412
— sporotrichiella 412, 413
— xylarioides 163
Fusicladium 219
— dendriticum 219

G

Galerina 278, 307, 309
— marginata 309
— sideroides 309
Galeropsis 336
— desertorum **337**
Ganoderma 239, 247
— applanatum 20, **239**, 247, табл. **28**
— lucidum 239, 244, 248
— resinaceum 239, 247, табл. **28**
Ganodermataceae 244, 247
Gastrosporales 321, 333
Gastrosporium simplex 333
Gautieria 319
Gautieriales 321
Geastrum **318**, 319, 327, 332
— badium 318, 332
— campestre **318**, 332
— coronatum **318**, 328
— floriforme 332
— fornicatum **318**, 328
— nanum 332
— pectinatum **318**, 328
— quadrifidum **318**, 328
Gelasinospora 88, 146
— autosteria 147
— cerealis 147
— tetrasperma 147
Geoglossaceae 176
Geoglossum 116, 176
Geolegnia 38
Geopyxis cacabus 191
— carbonaria 197, **200**, 201
Geotrichum 371, 380
— candidum 91
Gibbera 221
— caespitosa 221
— elegantula 221
— myrtilli 221
— niesslii 221
— pseudottia 221
— pulchella 221
— ramakrishmani 221
— vaccinii **220**, 221
Gibberella 158, 162
— fujikuroi 162, 411
— xylarioides 163
— zeae 162, 411, табл. **60**
Gliocladium roseum 444
Gloeophyllum 245
— abietinum 246, табл. **28**
— sepiarium 237, 245
— trabeum 246
Gloeoporus 241, 245
— dichrous 245
Gloeosporium 421
— ampelinum 421, табл. **61**
— *ampelophagum 210*
— fructigenum 156
— nervisequium 155
— ribis 421
— tiliae 155
— venetum 209
Glomerella 155, 421
— cingulata 155, 156, 422
— lindemuthiana 155
Glonium 224
— stellatum **224**, 225
Gnomonia erythrostoma 153, 446
— leptostyla 153, 154, 423, табл. **18**
— quercina 154
— tiliae 155

Gnomonia ulmea 153
— veneta 153, 155
Gnomoniaceae 153
Gomphidiaceae 272
Gomphidius 272
— glutinosus 272
— roseus 272
Gonapodya 32, 33, 34
— silignaeformis 34
Gonatobotrys 371
— simplex 443
Gonatobotryum fuscum 443
Gonatorrhodiella highlei 444
Graphidaceae 225
Graphium 130, 374
Gryfola 240
Guignardia 212, 213
— alnea 213
— angulata 213
— bidwellii 213
— carpinea 213
— socia 213
Gymnoascaceae 117
Gymnoascus 119
— reesii 119
Gymnoconia 367
— peckiana 367
Gymnosporangium 364
— sabinae 364
— tremelloides 364, табл. 54
— juniperinum, табл. 54
Gyrodon lividus 271, табл. 36
— merulioides 271
Gyrodonoideae 264
Gyromitra 116, 195
— esculenta 196, табл. 24
— gigas 196
Gyrophragmium delilei 335
Gyroporoideae 264
Gyroporus 271
— castaneus 271, табл. 36
— cyanescens 271

H

Halonectria 159
Halosphaeriaceae 158
Hamigera 125
Hanseniaspora 104
— apiculata 96, 97
Hansenula 97, 99, 102
— californica 103
— saturnus 103
— suaveolens 103
Hapalosphaeria deformans 426
Haplographium 393
Hariota 213
Harpellales 84
Hebeloma 307, 309
— crustuliniforme 307, 309
— fastibile 309
— longicaudum 307
Helicobasidium 341
— purpureum 341
Helicogloea 340
— farinacea 340
— lagerheimii 340
Helicostylum 71
— pulchrum 71
Helminthosporium 20, 218, 374, 404, 405
— avenae 405
— gramineum 405
Helminthosporium maydis 406
— oryzae 405, 406
— sativum 86, 405, табл. 61
— turcicum 404
— vaccinii 221
— victoriae 405, 406
Helotiaceae 183
Helotiales 175
Helvella 195
— crispa 195
— elastica 195
— infula 195
— lacunosa 195, табл. 24
Helvellaceae 193, 195
Hemiascomycetidae 87, 89
Hemileia 368
— vastatrix 368
Hemitrichia clavata 9
Hendersonia 435
— foliorum 435
— mali 435
Hericiaceae 258
Hericium coralloides 258
Heterobasidiomycetidae 338
Hirsutella 441
— gigantea 441
— neovolkiana 441
— thompsonii 441
Histoplasma capsulatum 122
Holobasidiomycetidae 228
Homoptera 440
Humaria 200
— hemisphaerica 200
— subhirsuta, табл. 25
Hyaloscyphaceae 181
Hydnaceae 229, 230, 244, 258, 343
Hydnellum 259
— aurantiacum 259
— compactum 259
— ferrugineum 259, 260
Hydnotrya tulasnei 205
Hydnum repandum 258
Hydrocybe 307
Hygrocybe 272
— miniata 272
Hygrophoraceae 272
Hygrophoropsis 271
— aurantiaca 272, табл. 37
Hymenochaetaceae 241, 245
Hymenochaete 241
Hymenogaster 319
— verrucosum 329
Hymenogastrales 320, 321, 329
Hymenoptera 440
Hymenoscyphus 183, 416
— caliculus 183
— caudatus 175, 183
— herbarum 183
— salicellum 183
— scutula 183
Hymenostilbe 441
— lecaniicola 441
Hyphochytriales 28
Hyphochytrium penilae 28
Hypholoma 299, 301
— capnoides 303
— fasciculare 302, табл. 43
— marginatum 301, 302
— sublateritium 301, табл. 44
Hyphomycetales 371, 375, 376
Hypochnus solani 250
Hypocrea 158, 165
— pulvinata 165, табл. 19
— rufa 86, 159
Hypocreaceae 165
Hypocreales 115, 158
Hypocrella 442
— javanica 167
Hypoderma brachysporum 189
Hypoderma rubi 189
Hypodermella sulcigena 189, табл. 22
Hypomyces 164
— aurantius 164
— lactifluorum 164
— odoratus 164
— rosellus 164
Hypomycetaceae 158, 163
Hypoxylon 149, табл. 18
— coccineum 149
— fuscum 149
— unitum 149
Hysterangiales 321, 329
Hysterangium nephriticum 330
Hysteriaceae 225
Hysteriales 224
Hysterium 225
— angustatum 225
Hysterographium 189, 225
— biforme 225
— curvatum 225
— elongatum 189, 190, 225
— fraxini 189, 225

I

Inocybe 306, 308
— caucasica 306
— fastigiata 307, 308
— jurana 308
— obscura 307
— patouillardii 308
Inoloma 307
Inonotus 238, 242
— heinrichii 247
— hispidus 239, 247
— obliquus 242
— radiatus 247
— rheades 242
Ips 131
Irpex lacteus 240
Isoetaceae 349
Isoptera 440
Isopyrum 360

J

Juglans 139
Juncaceae 349

K

Keisslerina 213
— moravica 213
Kickxellaceae 72
Kloeckera 104, 105
Kluyveromyces 102
— africanus 102
— fragilis 102
— marxianus 102
— polysporus 102
Kueneromyces 299, 303
— mutabilis 234, табл. 44

L

Laboulbenia 205
— vulgaris 206

Laboulbeniales 85, 205
Laccaria 276
— laccata 273, 276
Lachnellula 182
— calyciformis 182
— pini 182
— suecica 182
— willkommii 182
Lachnocladiaceae 244, 255
Lactarius 164, 232, 310
— deliciosus 233, 310, 311, табл. **45**
— flexuosus 311
— necator 310, 311, табл. **45**
— piperatus 311
— pubescens 311
— resimus 311
— rufus 310, 311, 312
— scrobiculatus 312, табл. **37**
— torminosus 312, табл. **45**
— vellereus 310, 312
Laetiporus 248
— sulphureus 238, 239
Lagena 41
— radicicola 41, **42**
Lagenidiales 41
Lagenidium **42**
— giganteum 41
— humanum 41
Lamproderma carestiae 9
Langermannia 327
— gigantea 316, 327, табл. **46**
— walbergii 327
Leccinum 234, 263, 265
— aurantiacum 233, 265, табл. **34**
— chromapes 265
— extremorientalis 265
— nigrescens 265
— oxydabile 265
— scabrum 233, 265, табл. **34**
Lemna minor 433
Lemmoniera aquatica 413, 416
Lentinus 260
— edodes 234
Leocarpus, табл. **2**
— fragilis 10
Lepidella 281
Lepidoderma granuliferum 9
Lepidoptera 440
Lepiota 260, 284, 292
— acutesquamosa 293, табл. **41**
— brunneo-incarnata 292
— castanea 292
— clypeolaria 292, 293
— cristata 293, табл. **41**
— helveola 292
— scobinella 292
Leptodothiora 213
Leptolegnia baltica 40
— marina 40
— pontica 40
Leptomitales 40
Leptomitus 40
— lacteus 40
Leptosphaeria 214—216, 427
— acuta 216
— doliolum 216
— vagabunda **215**, 216
Leptosphaerulina 214
Leptostromaceae 425
Leptothyrium 430
— juglandis 431
— medium 431
— pomi 430, табл. **62**
Leptotrochila 184
Leptotrochila medicaginis 184, 185
Leucoagaricus 284
Leucopaxillus 273, 277
Leucosporidium 99, 106, 350
— giganteus 277
Leveillula 132, **133**, 141
— compositarum 141
— labiatarum 141
— leguminosarum 141
— malvacearum f. gossypii 141
— saxaouli 141
— solanacearum 141
— umbelliferarum 141
Lichenophoma 426
Lichenosticta 426
Licmophora 23
Limacella 277
Lipomyces 97, 98, 103
— starkeyi 100, 101
Loculoascomycetidae 87, 89, 208
Lolypothrix 46
Lonicera 139
Lophodermium 188, 189
— juniperinum 189
— macrosporum 189
— maculare 189
— melaleucum 189
— nervisequium 189
— oxycocci 189
— pinastri 188, табл. **22**
Lunulospora curvula 416
Lycogala, табл. **1**
— epidendrum 9
Lycoperdales 321, 323, 337
Lycoperdon 318, 319, 322, 331
— acuminatum 326
— echinatum 323, табл. **49**
— molle 326
— perlatum 316, 325, 330, табл. **49**
— pusillum 325
— puriforme 316, 323
— umbrinum 326
Lycopus americanus 27
Lyophillum 276
— atratum 273
— decastes 276
— ulmarium 276

M

Macrochytrium 26
— botrydioides 26, 32
Macrolepiota 284, 290
— excoriata 291
— procera 290, 293, табл. **49**
— rhacodes 291
Macrosporium 380
Marasmius 273, 274
— oreades 273, 274, 291
— rotula, табл. **38**
— scorodonius 275
Marssonina **421**, 422
— fragariae 423
— juglandis 154, **421**, 423
— populi 422
— rosae 422
Massarina 416
Massospora 73, 77
— cicadina 75
Melampsora 356
— allii-populina 357
— lini 356, **357**
— pinitorqua 356, табл. **54**
Melampsoraceae 356
Melampsoridium 357
— betulae 357
Melanconiales 375, 380, 420
Melanconium 422
— fuligineum **421**, 422
Melandrium album 350
Melanogaster 319, 320, 330
— ambiguus 330
— broomeianus 320, 330
Melanogastrales 321, 329
Melanoleuca 273, 277
— melanoleuca 277
Melanophyllum 284
Melanopsichium austroamericanum 349
Melanospora **146**
— parasitica 439
Melanosporaceae 145, 146
Melanotenium 350
Meliola 211
— nidulans 211
— niessliana 211
Meliolaceae 211
Meruliopsis taxicola 251
Metarrhizium anisopliae 439, 440
Metschnikowia 97, 104—106
— krissii 104
— pulcherrima **97**, 104, табл. **13**
— reukaufii 104
— zobellii 104
Microascaceae 131
Microascales 85, 116, 128
Microascus 116, 129, **130**, 131
— cinereus 132
— manginii 132
— trigonosporus 132
Microdiplodites 426
Microglossum 176
— fumosum 178
— rufum 178
Micronectriella 158, 163
— nivalis 163, табл. **60**
Microomphale 273
Microsphaera 133, 138
— alphitoides 138, 139, табл. **17**
— berberidis 139
— betulae 139
— grossulariae 139
— hypophila 139
— juglandis 139
— lonicerae 139
— penicillata 139
Microsporum 120
— ajelloi 122
— cookei 122
— ferrugineum 122
— lanosum **121**
Microstoma 191
— protracta 192
Microthyriaceae 211, 426
Microthyrium 211
— culmigenum 211
— gramineum 211
— microscopicum 211, **212**
— nigro-annulatum 211
Microthyriacystis 20
Mitrula paludosa 177, 184
Mixia 111, 112
— osmundae 113
Mollisia 416
— cinerea 184
Monacrosporium **417**
— cionopagum 417

Monacrosporium ellipsosporum 417
Monascostroma 214
— innumerosa 214
Monascus 126
— purpureus 123, 126
— ruber 126
Monilia 179
Moniliaceae 376
Monilinia 179, 180
— cinerea 180
— fructigena 180, табл. 21
— ledi 180
— urnula 179
Monoblepharella 32
— taylori 33
Monoblepharidales 32
Monoblepharis 32, 33
— insignis 33
— macrandra 33
— prolifera 33
Monosporium agaricinum 447
Monoverticillata 383—386
Montagnea 332, 335
— arenaria 334, 335
Morchella 116, 193
— conica 193, табл. 24
— elata 193
— esculenta 193
— steppicola 194
Morchellaceae 193
Mortierella 68, табл. 10
Mortierellaceae 68
Mucor 69
— circinelloides 69
— peninsularis, табл. 9
— pusillus 69
— ramannianus 70
— sinensis 69
Mucoraceae 69
Mucorales 65
Multiclavula 256
— vernalis 256
Mutinus bambusinus 324
— caninus 324, табл. 47
— ravenelii 324
Mycelia sterilia 438
Mycena 273, 275
— alcalina 275
— haematopus 276
— vitilis, табл. 38
Mycenastrum corium 320, 332, табл. 50
Mycocitrus 158
— aurantius 159, 165
Mycogone perniciosa 447
— rosea 447
Mycomalus bambusinus 175
Mycosphaerella 214, 222, 399
— aegopodii 426
— allicina 222
— angulata 223
— arachidis 223
— aurantiorum 223
— aurea 223
— brassicicola 223
— cruciferae 222
— fragariae 222, 223
— fumaginea 223
— epilobii 223
— gibelliana 223
— grossulariae 223
— hyperici 223
— ikedai 223
— iridis 223
Mycosphaerella linorum 223
— oryzae 223
— personata 223, 224
— phaseolicola 223
— podagrariae 223
— pomi 223
— punctiformis 222
— ribis 223, 224
— rubi 223, 224
— sentina 222, 223
— theae 223
— umbelliferae 222
Mycosphaerellaceae 221, 427, 435
Mycota 13, 298
Myriangiaceae 208
Myriangiales 208
Myriangium 208, 209
— duriaei 210
Myridae 75
Myriogonium odontiae 91
Myriostoma coliforme 332, табл. 48
Myrothecium 374
— verrucaria 343
Myxacium 309
Myxomycota 6
Myxotrichum 118, 119, 120
— chartarum 119
Myzocytium 42
— proliferum 42

N

Nadsonia 97, 104
— elongata 104, табл. 13
— fulvescens 104
Nanizzia 119, 121
— incurvata 121
Naucoria 309
— subvelutina 307
Nectaromyces 104
Nectria 158, 159, 416, 430
— aurantiicola 162
— candicans 161
— cinnabarina 159, 446, табл. 19
— episphaeria 161
— flammea 162
— galligena 160
— haematococca 86, 161
— junqueri 161
Nectriaceae 158
Nectrioidaceae 425
Nectriopsis 159
Nematospora 106, 107
— coryli 99, 107
— phaseoli 106
Neosartorya 125
— fischeri 123, 125, табл. 16
Neovossia horrida 351
—indica 351
Neurospora 88, 125, 146, 391
— crassa 147
— sitophila 147
Nicotiana 135
— tabacum 135
Nidularia 316, 317, 319, 322
— pulvinata 322
Nidulariales 317, 320—322
Nitella 49
Nothophagus 190
Nummularia 149
— discreta 149

O

Ochropsora 367
— sorbi 366, 367
Octaviania 329
— stephensii 329
Odontia 91
Oedocephalum 370, 371
Oidiodendron 371
Oidiopsis 141
Oidium passerini 137
— tabaci 135
— tuckeri 140
Olpidiopsis 41
— saprolegniae 41
Olpidium 23
— allomyces 24
— brassicae 23, 24, табл. 5
— endogenum 24
— entophytum 24
— nematodae 24
— rhizophlyctidis 24
— rotiferum 24
— tripholii 24
— viciae 24
Omphalina 273, 277
— ericetorum 277
Onygena 128
— corvina 128
— equina 128
Onygenales 116, 128
Oomycetes 19, 35
Oospora 380
Ophiobolus 214, 215, 427
— affinis 218
— bardanae 218
— erythrosporus 218
— fruticum 218
— graminis 218, 219, табл. 27
— herpotrichus 219
— origani 218
— rubellus 218, 219
— rudis 218, 219
— porphyrogonus 218
— ulnosporus 218
— vulgaris 218
Ophiostomataceae 129
Ornithogalum 362
Orthoptera 440
Osmoporus odoratus 237, 238
Osmunda 113
Ostracoderma 197
Otidea 200
— leporina 200
— onotica 200
Oudemansiella 276
— mucida 276, табл. 38
— platyphylla 276, табл. 38
Oxalis 362

P

Pachylepyrium 299
— funariophilum 299
Paecilomyces 118, 126
Panaeolus 295, 298, 299, 301
— sphinctrinus 298
Parmelia 431
Parmularia 213
— styracis 213
— uleana 214

Parmulariaceae 213
Paxillaceae 165, 268, 271
Paxillus 271
— atrotomentosus 271, табл. 37
— involutus 271, табл. 37
Peckiella 159, 165
— lateritia 165
— luteovirens 165, табл. 19
Penicilliopsis 117, 123
Penicillium 117, 123, 128, 172, 378, 380, 381
— brefeldianum 125
— camambertii 386, 387
— caseicolum 386, 387
— chrysogenum 385—387, табл. 57
— citreo—viride 386
— corymbiferum 378, 387
— cyclopium 385, 387, табл. 58
— digitatum 387
— dupontii 126
— emersonii 126
— expansum 174, 378, 387, табл. 58
— frequentans 378, 386
— italicum 387
— kewense 125
— luteum 378
— nigricans 378, 387
— notatum 385, 386, табл. 57
— parvum 125
— puberulum 387
— pulvillorum 378
— purpurogenum 386, табл. 56, 57
— roquefortii 386
— rugulosum 378
— shearii 125
— spinulosum 386
— thomii 125, 386, 442, табл. 56, 57
— vermiculatum 126
— viridicatum, табл. 56
— wortmannii 126
Penilia avirostris 28
Peniophora 250
— gigantea 250
— pini 250
Peronospora 43, 44, 57, 60, 61
— arborescens 62
— brassicae 63
— corollae 57, 61
— destructor 57, 63, табл. 8
— dipelta 44
— effusa 44
— ficariae 56, табл. 8
— gypsophilae 44
— herniaris 45
— hyoscyami 62
— lepidii—sativa 44
— manshurica 62
— media 44
— polygoni 44
— radii 57, 61
— schachtii 62
— scutellariae 61
— spinaceae 62
— stigmaticola 61
— tabacina 43, 57, 58, 61
— tranzscheliana 61
— violaceae 61
Peronosporaceae 43, 56
Peronosporales 42, 45, 60
Perrotia flammea 182
Pestalotia 423
— theae 421, 423
Petersenia lobata 42
Petromyces 123, 125
— alliaceus 125, табл. 16
Peziza 196
— badia 196, 197
— ostracoderma 197
— pustulata 196
— vesiculosa 197
— violacea 197, табл. 25
— violaceonigra 196
Pezizaceae 196
Pezizales 190, 191
Phacidiales 185
Phacidium 186, 186
— infestans 185, 186
Phacopsora 368
— sojae 368
— vitis 368
Phaeolus schweinitzii 239
Phaeolepiota 284, 294
— aurea 294, табл. 43
Phaeomarasmius 309
Phallales 318—321, 323
Phallogaster 319
— saccatus 330
Phallus 317, 319, 321
— hadriani 336
— impudicus 321, 323, 325, табл. 47
— rubicundus 324
Phellinus 237, 238, 242, 246
— ferrugineo-fuscus 246
— hartigii 246
— igniarius 237, 246, табл. 29
— nigrolimitatus 247, табл. 28
— pini 238
— robustus 246
— tremulae 237, 246
Phellorinia 316, 332, 334
— herculiana 335, табл. 48
— strobilina 317, 333, 334, табл. 46
Phialea 183
— cyathoidea 183
Phialocephala bactrospora 415
Phialophora 374
Phialosporae 375
Phlebia gigantea 250
Phleogena 341
— faginea 341, 342
Phleogenaceae 339, 341
Phlegmacium 307
Phlebopus 268
Phlyctochytrium 37
Pholiota 299, 303, 305, 309
— adiposa 305, 306
— aurivella 305, 306, табл. 43
— carbonaria 305
— destruens 305, 306
— flammans 306
— nameko 305
— sphaleromorpha 305
— squarrosa 305, табл. 44
— squarroso-adiposa 305, 306
Phoma 380, 425, 426, 427
— acuta 216
— ampelina 210
— artemisiae 428
— betae 428
— exigua 428
— glomerata 427
— herbarum 216, 428
— marchalii 378
— pinastrella 428
— radicis 428
— rostrupii 428, табл. 62
— rudis 219
Phoma uvicola 213
Phomopsis 155, 425, 429
— ambigua 155
— cinerescens 430
— citri 429
— mali 155
— quercella 156
— vexans 156, 429
Phorbia phreniosa 168
Phragmidium 20, 365
— disciflorum 365
— rosae-pimpinellifoliae 365
— rubi—idaei 365, 366
— tuberculatum 365
Phragmites 436
Phragmothyrites 20
— locaenica 20
Phycomyces 70
Phyllachora 150, 208
— graminis 150
— trifolii 151
Phyllachoraceae 145, 150
Phyllactinia 132, 133, 140
— suffulta 141
Phyllocoptruta oleivora 441
Phylloporus 268
— rhodoxantus 268
Phyllosticta 427
— aegopodii 426
— antirrhini 427
Physalospora 432
— obtusa 432
Physarum 10, табл. 2
— gyrosum 9
— javanicum 9
— nicaraguense 9
— polycephalum 7
Physoderma 27, 106
— lycopi 27
— zeae-maydis 28, табл. 5
Phytophthora 43, 49, 51
— cactorum 52, 54, 55
— cinnamomi 48, 52, 56
— fragariae 47
— infestans 52, 53, 54
— palmivora 47, 52, 55, 56
— parasitica 47, 48, 52, 55
Pichia 97, 99, 102
Picoa 203
Piedraia 210
— hortis 210
Piedraiaceae 210
Pilaira 68
— anomala 69
— caucasica 69
Pilobolaceae 68
Pilobolus 68, табл. 11
— crystallinus 69
— longipes 69
— roridus 69
Pinnotheres pisum 40
Pinus cembra 269
— echinata 316
— koraiensis 269
— pumila 269
— pungens 316
— sibirica 269
— strobus 269
Piptocephalis 71
Piptocephalidaceae 71
Piptoporus 239, 242
— betulinus 165
Piricularia 398
— grisea 399

Piricularia oryzae 398, 399
Pisolithus tinctorius 337, 338
Pistillaria 255
Pithya 192
— cupressi 192
— vulgaris 192
Planetella 349
Plasmodiophora brassicae 10, 11
Plasmopara 43, 44, 57, 59
— aegopodii 44
— astreria 45
— consolidae 44
— helianthi 45, 56, 57, 60, табл. 7
— nivea, табл. 7
— pygmaea 44
— viticola 45, 57, 60
Platygloea 341
— peniophorae 341
Plectascales 117
Plenodomus 425
Pleospora 214—217, 408
— alismatis 217
— ambigua 217
— chamaeropsis 217
— chlamydospora 217
— gigantea 217
— herbarum 216, 217, 409
— infernalis 217
— laricina 217
— pulchra 217
— raetica 217
— thurgoyiana 217
— valesiaca 217
— vulgaris 217
Pleosporaceae 215
Pleurage 147
Pleurotus eryngii 234
— ostreatus 234, 260
Pluteus 261, 284
— cervinus 284
— luteovirens 284
— nanus 284
Poa 134, 352
— bulbosa 134
— pratensis 134
— silvestris 134
Podaxales 319, 321, 332, 335
Podaxis 317, 321, 332, 335
— pistillaris 336
Podocrella poronoides 167
Podosphaera 133, 136
— erineophila 138
— leucotricha 136, табл. 17
— major 138
— minor 138
— myrtillina 138
— oxyacanthae 137
— — f. crataegi 137
— — f. cydoniae 137
— — f. piri 137
— tridactyla 137
— — f. armeniaca 137
— — f. laurocerasi 137
— — f. padi 137
— — f. pruni 137
Podospora 88
— anserina 88
Podostroma 158, 159, 166
— alutacea 166
Pollacia radiosa 220
Polycyclus 213
Polyphagus 26
— euglenae 26, 27
Polypilus frondosus 231
Polyporaceae 230, 244, 247
Polyporus 247
— ciliatus 247
— melanopus 247
— squamosus 247
— varius 247
Polysphondilium violaceum 12
Polystigma 151
— rubrum 151, 446
Polystigmataceae 145, 151
Polyverticillata 384
Poriaceae 244
Poronia 149
— punctata 150
Porosporae 375
Porphyra 46, 49
Porphyrellus 265
— pseudoscaber 265
Pringsheimiana 213
Protodontia 343
— piceicola 343
Protomyces 111, 112
— inundatus 112
— macrosporus 112
— pachydermus 112
Protomycetales 90, 111, 114
Protomycopsis 111
Psathyrella 295, 297
— ampelina 298
— candolleana 297
— coronata
— fusca 297
— prona 298
— pygmaea 298
— trepida 298
— velutina 298
Pseudoarachniotus 118, 119
Pseudobaeospora 284
— oligophylla 284
— pillodii 284
Pseudoboletus 268
Pseudoeurotium multisporum 123
Pseudographium 186
Pseudohiatula esculenta 273
Pseudohydnum 344
— gelatinosum 344
Pseudoperonospora 61
— cannabina 61
— cubensis 61
— humuli 61, табл. 8
Pseudopeziza 184
— ribis 421
Pseudoplea 214, 215
— myrtillina 215
— trifolii 215
Pseudoplectania 191
— nigrella 193
Pseudosphaeriaceae 214
Pseudotsuga 413
Psiloboletinus 270
Psilocybe 299, 300
— atrobrunnea 301
— caerulescens 301
— coprophila 301
— cubensis 301
— ericaceae 301
— paupera 301
— pelliculosa 301
— semilanceata 301
Puccinia 359
— anomala 362
— asparagi 363
— coronata 362
— coronifera 361, 362
Puccinia fragmitis 363
— helianthi 362
— graminis 353, 355, 357, 359, табл. 54
— malvacearum 363
— maydis 362
— menthae 363
— porri 363
— recondita f. sp. secalis 360
— — f. sp. tritici 360
— ribesii-caricis 363
— striiformis 360, 361
Pucciniaceae 356, 359
Pullularia 382
— pullulans 382
Pulveroboletus 268
— ravenelii 268
— retipes 268
Pycnidiophora 117, 123
Pyrenolichenes 152
Pyrenophora 215, 218
— avenae 406
— chrysanthemi 218
— comata 218
— graminea 406
— trichostoma 218
Pyronema omphalodes 197, 200, табл. 25
Pyronemataceae 199
Pythiaceae 45
Pythiella 35
— vernalis 36
Pythiogeton transversum 49
Pythium 43, 49
— adherens 46
— aphanidermatum 47, 48, 50, табл. 7
— daphnidarum 49
— debaryanum 47, 49, 50
— dissotocum 47
— gracile 49, 50
— irregulare 50, табл. 7
— marinum 49
— maritimum 46, 49
— marschancia 49
— monospermum 47
— reptans 49
— sylvaticum 50
— tenue 49
— ultimum 50

R

Radiomyces 70
Ramaria 255
— flava 255, 256
— invalii 256, табл. 32
Ramularia 370
— tulasnei 223
Remispora maritima 88
Reticulitermes virginicus 440
Rhamnus catharctica 362
— frangula 362
Rhizina 196
— undulata 196
Rhizoclonium 49
— hierogliphicum 46
Rhizoctonia 371, 438
— crocorum 341
— solani 250, 341, 438, 442
Rhizophagites 20
Rhizophydium 26
— couchii 26

Rhizophydium planctonicum 26
Rhizopogon 329
— luteolus 329, табл. 50
— parasiticus 316
— roseolus 329, табл. 50
Rhizopus 70
— cohnii 69, 72
— japonicus 69
— oligosporus 69
— oryzae 69
Rhodosporidium 98, 350
— diobovatum, табл. 13
Rhodotorula 98, 105
— aurantiaca, табл. 13
— glutinis 98, 105, табл. 13
— rubra, табл. 13
Rhozites 309
— caperata 309
Rhyparobius 198
Rhytisma 88, 185
— acerinum 186, табл. 22
Richia 206
Roccellaceae 224
Romanoa terricila 167
Rosaceae 109
Rosellinia 147
— aquila 148
— necatrix 148
— quercina 148
Roselliniaceae 145
Rubus dumetorum 426
Russula 164, 310, 312, 313
— adusta 310, 314
— azurea 314
— claroflava 314
— cyanoxantha 314
— decolorans 314
— delica 310, 314, табл. 45
— emetica 313, 314
— flava, табл. 45
— foetens 315
— fragilis 315
— grisea 314
— heterophylla 313
— integra 315
— lutea 315
— nigricans 310
— paludosa, табл. 45
— vesca 315
Russulaceae 165, 310
Rutstroemia 178, 179

S

Saccharomyces 93, 101
— cerevisiae 89, 96, 97, 100, 101, 102, табл. 13
— mellis 99
— oviformis var. cheresiensis 102
— rouxii 99, 102
Saccharomycetaceae 89, 91, 100
Saccharomycodaceae 104
Saccharomycodes 90, 104
— ludvigii 96, 97, 104
Saccharomycopsis guttulata 99
Saccobolus 198
Sagittaria 433
Saksenaea 69
— vasiformis 69
Salicaceae 109
Santharomyces permasculus 206
Saprolegnia 37, 39, табл. 3
Saprolegnia diclina 38
— ferax 38
— mixta 38
— monoica 38
— parasitica 38
Saprolegniales 35
Sarcodon 259
— fuligineo-albus 260
— imbricatus 259, 260
— laevigatus 259
Sarcophaga aldrichii 76
Sarcoscypha 191, 192
— coccinea 192, табл. 23
— occidentalis 192
Sarcoscyphaceae 190, 191
Sarcosoma 191
— globosum 192, табл. 23
Sarcosphaera crassa 197
Sartorya 117
Schizoblastosporion 105
Schizonella melanogramma 349
Schizophyllaceae 244, 254
Schizophyllum 254
— commune 254
Schizosaccharomyces 85, 96, 97, 100
— octosporus 100
— pombe 100
Schizostoma laceratum 334
Schroeteria delastrina 349
Schwanniomyces 97, 103
Sclerocleista 125
Sclerocystis 73
Scleroderma 316, 318, 319, 328
— aurantium 268, 328, 331, табл. 50
— verrucosum 328
Sclerodermatales 320, 321, 328
Sclerospora 43, 57, 59
— graminicola 45, 49, табл. 7
— maydis 59
— philippinensis 59
— sacchari 59
— secalina 45, 59
— spontanea 59
Sclerotinia 178, 180
— sclerotiorum 88, 178, 180, 181, 381
— tuberosa 178, табл. 21
Sclerotiniaceae 175, 178
Sclerotium 438
— bataticola 438, табл. 64
— rolfsii 438
Scopulariopsis 132, 380
— brevicaulis 372
Scutellinia scutellata 200
Scutigeraceae 244, 248
Sebacina 343
— incrustans 343
Secale cereale 59
Seirospora 42
Selaginella 350
Selenophomites 426
Selenotila 95
Selinia 159
Sepedonium 165
Septobasidiaceae 339
Septobasidium 339
— burtii 339
— carestianum 340
Septonema 373
Septoria 370, 425, 426, 435
— aegopodii 436
— alpicola 436
— anemonae 436
— apii 437
— ascophylla 436
Septoria avenae 437
— bispora 436
— cari 437
— flogis 437, 438
— fragmitis 436
— graminis 437, табл. 62
— hordei 437
— linorum 223
— lycopersici 438
— nodorum 437
— pallens 153
— pastinaceae 437
— pastinacina 437
— petroselini 437
— ribis 224
— rubi 224
— rumicis 436
— serebranikowii 436
— tritici 437
Sepultaria arenosa 197
Serpula 251
— lacrymans 251
— silvester 251
Simblum 317
— periphragmoides 337
— sphaerocephalum 336, 337
Sirobasidiaceae 342
Sirobasidium 342
— sanguineum 342
Sirolpidium zoophthorum 41
Sordaria 146
— brevicaulis 147
— fimicola 147
Sordariaceae 145, 146
Sorosporium 349
— reilianum 347, 349, 351, табл. 52
Sparassis 255
— crispa 232, 255
Spartiella 83, 84
Spathularia 116
— flavida 176
Spermophthora 106
— gossypii 89, 90
Spermophthoraceae 89, 100, 104, 106
Sphacelia 168
Sphaceloma fawsetii 210
Sphacelotheca 349
— cruenta 351
— panici-miliacei 351
— sorghi 351
Sphaeriales 144
Sphaerioidaceae 425
Sphaerobolus 316, 319, 320, 322
— stellatus 322
Sphaeropezia 186
Sphaeroplaea 49
Sphaeropsidales 375, 380, 424
Sphaeropsis 432
— malorum 432, табл. 62
Sphaerosoma 199
— fuscescens 197
Sphaerotheca 133, 142
— fuliginea 143
— — f. cucurbitae 143
— — f. taraxaci 143
— macularis 143
— — f. fragariae 144
— mors-uvae 142
— pannosa 142
Spilocea 219
Spinellus 70
Spirogyra crassa 46
Spongipellis 239
Spongospora solani 11

Sporobolomyces 96—98, 105
— holsaticus, табл. 13
— roseus 101, табл. 13
Sporotrichum 393
Spragueola 176
Stachybotrys alternans 22, 382
— atra 415
Stagonospora 435
Stemonitis 10, табл. 2
Stemphylium 379, 380, 408, 409
— allii 63
— botryosum 409
— sarciniforme 409
Stephanoma phaeospora 443
Stephensia 202
Stereaceae 244, 253
Sterellum pini 253
Stereum 343, 344
— hirsutum 253
— insygnitum 252
— sanguinolentum 253, 344
Sterigmatomyces 96, 105
Stigmatea 219, 220
— conferta 220, 221
— mespili 221
— robertiani 221
Stigmatomyces limnophorae 206
Stilbella 374
Stilbellaceae 371, 376
Stipa hassei 350
Strobilomyces 264
— floccopus 264
Strobilomycetoideae 264
Stromatinia gladioli 176
Stromatoscypha 254
Stropharia 299, 301
— aeruginosa 299, табл. 41
— hornemannii 299, 300
— rugoso-annulata 299, табл. 41
— semiglobata 299, 300
Strophariaceae 299
Stylopage 81, 82
— hadra 82
Stysanus stemonites 393
Suilloideae 264
Suillus 232, 234, 263, 269, 270
— aeruginascens 270
— bovinus 269, табл. 36
— flavidus 269
— grevillei 233, 270, табл. 35
— luteus 269, табл. 35
— piperatus 270, табл. 36
— placidus 269, табл. 35
— plorans 269
— rubinus 270
— sibiricus 269
— spectabilis 270
— tridentius 270
— variegatus 269, табл. 35
Sydowia 213
Sympodiomyces 105
Syncephalastrum 71
— racemosum 71, табл. 9
Syncephalis 71
— corni 72
Synchytrium 24
— anemones 25
— endobioticum 24, табл. 5
— macrosporum 25
— mercurialis 25
— taraxaci 25
Synnematium 441
Syzygites 70
— aspergillus 70

T

Talaromyces 117, 125
— emersonii 126
— flavus 117, 123, 126, табл. 16
— thermophilus 126
— wortmanii 126
Tapesia 184
Taphridium 111—113
— umbelliferarum 113
Tarphrina 108, 229
— acerina 111
— alni-incanae 111
— amygdali 109
— aurea 110
— autumnalis 110
— betulina 110, 111
— bullata 110, 111
— carnea 110
— carpini 111
— cerasi 108, 110, 111
— crategi 111
— deformans 109
— epiphylla 111
— insititiae 110
— johansonii 111
— minor 109
— polyspora 110
— pruni 108, 109
— rhizophora 111
— tosquinetti 110
— turgida 111
Taphrinales 85, 90, 108
Tarichium 73
Telamonia 307
Teliosporomycetidae 346
Terfezia 202
— boudieri 205
— leonis 203, 204, табл. 26
— transcaucasica 205
Tetracladium marchalianum 413
— setigerum 413
Thalictrum 360
Thamnidiaceae 70
Thamnidium 70
— elegans 70, 71
Thamnomyces 149, 150
— chamissonis 150
Thanatephorus cucumeris 249, 438
Thecaphora 349
Thelebolus 198
— nanus 198
Thelephora terrestris 259
Thelephoraceae 229, 244, 249, 258
Thermoascus aurantiacus 126
Thielavia basicola 402
Thielaviopsis 401
— basicola 399, 401
Thysanura 440
Tilletia caries 347, 351, 352
— controversa 349, 351
— hordei 347
— levis 346, 348
— secalis 347, 351
— wilcoxiana 350
Tilletiaceae 346
Tilletiaria 350
Tirmania 203
Tolyposporella 349
Tolyposporium 349
— ehrenbergii 351
Tomentella 258, 259
Torrubiella 166
Torulopsis 105
Trailia 159
Trametes suaveolens 243
Transhelia 367
— pruni-spinosae 367
Traustochytrium 37
— proliferum 36, 37
Trechispora 250, табл. 30
— candidissima 250
— farinacea 250
Tremella 344
— encephala 344
— mesenterica 344
— mycotophiloides 344
— tubercularia 344
Tremellaceae 342
Tremellales 338, 342
Tremiscus 344
— helvelloides 344, табл. 53
Tricellula aquatica 415
Trichaster melanocephalus 320, 328, табл. 48
Trichia 8, табл. 1
Trichocladia 133, 142
— astragali 142
— caraganae 142
Trichocoma 128
— paradoxa 128
Trichoderma 165, 379—381
— koningii 381, 393
— lignorum 378, 381
— viride 86, 165, 381, 393, 444
Trichoglossum 176
— hirsutum 177
Tricholoma 273, 274
— columbetta 273
— flavovirens 273
— portentosum 273, 274
— sulphureum 273
— terreum 273
— virgatum 273
Tricholomataceae 273
Trichometasphaeria 404
— turcica 406
Trichomycetes 83
Trichopezizella 182
Trichophaea gregaria 200
Trichophyton 120, 174
— concentricum 122
— gypseum 120, 121, 122
— persicolor 121
— terrestre 122
Trichosporon 96, 105
Trichothecium 380
— roseum 174, 444
Tricladium anomalum 416
— gracile 416
Tridentaria 417
Trigonopsis 95
Triphragmium 367
— ulmariae 366, 367
Tripospermum 415
— myrtii 415
Triposporina 417
Tubaria 309, 310
— minutalis 310
— pellucida 310
— trigonophylla 310
Tuber 233
— aestivum 201, 203, 204, 205, табл. 26
— brumale 203
— excavatum 201
— magnatum 203, 204
— melanosporum 203, 205, табл. 26

Tuber rufum 201
Tuberales 175, 201
Tubercularia 159, 370, 374
— vulgaris 160
Tuberculariaceae 376
Tuberculina maxima 445
— sanguinea 445
Tulostoma **317**, 318, 319, 321, 332, 333
— balanoides 335
— brumale 333
— fibrillosum 335
— fimbriatum 335
— volvulatum 331, 333
Tulostomatales 321, 332
Tylopilus 265
— felleus 265, табл. **34**
Typha 217
Typhula 255, 257
— incarnata 257
— trifolii 257
Tyromyces 240
— sericeomollis 238
— lowei 240

U

Uleomyces 208
Ulmaceae 109
Ulmus hollandica var. belgica 130
Ulothtix zonata 46
Umbelliferae 437
Uncinula **133**, 139
— necator 139
— salicis 140
Uredinales 346, 353, 355
Uredinella 339, 340
— coccidiophaga 340
Urocystis 349
— anemones 350
— colchici 351
— gladioli 352
— kmetiana 352
— occulta 347, 351
— tritici 347
— violae 352
Uromyces 363
— pisi 364, табл. **54**
— striatus 364
— trifolii 364
Urophlyctis 28
— alfalfae 28
— leproides 28
— pulposum 28
Ustilaginaceae 346
Ustilaginales 97, 346
Ustilago 349
Ustilago avenae 351, 352
— esculenta 350
— festucarum 351
— heufleri 352
— hordei 346, 348, 351
— hypodites 348
— jussi 350
— levis 351
— maydis 347—349, 351, табл. **51**
— nigra 351
— nuda 347, 348, 351
— perennans 351
— salvei 351
— striiformis 352
— trichophora 349
— tritici 347, 348, 351, 352
— violacea 350
Ustulina 149
— vulgaris 149
— zonata 149

V

Valsa 157, 430
— leucostroma 157
— nivea **157**
— prunastri 157
— sordida 157, 158
— vitis 157
Valsaceae 157
Valsaria 152
Vaucheria 49
Vararia investiens 255
Varicosporium elodeae 415
— giganteum 416
Vascellum pratense 331
Venturia 214, 219
— inaequalis 160, 219, 446, табл. **27**
— pirina 220, 446
— tremulae 220
Venturiaceae 219
Verpa 116, 194
— bohemica 88, 194, табл. **24**
Verticillium 165, 374, 380, 381, 395, **396**
— albo-atrum 397
— ampelinum 396
— aphidis 396
— candelabrum 396
— cornicolor 397
— dahliae 378, 397, табл. **29**
— glaucum 396
— hemileiae 444
— ibericum 397
— lateritium 382
— malthousei 447
— nigrescens 397
Verticillium niveo-stratosum 396
— psalliotae 396
Volvariella 261, 282
— bombicina **283**
— esculenta 234, 283
— speciosa 283
— volvacea 283, 284
Vuilleminia comedens 250

W

Wettsteinina 214
— gigaspora 214
— mirabilis 214
Wickerhamia 104
— fluorescens 104
Wojnowicia **425**
Woldemaria crocea 254

X

Xerocomus 263, 267
— astraeicolus 268
— badius 268, табл. **35**
— chrysenteron 267
— hemichrysus 268
— lignicola 268
— parasiticus 268
— pulverulentus 267
— rubellus 267
— spadiceus 267
— subtomentosus 267, табл. **35**
— truncatus 267
Xylaria 149, табл. **18**
— carpophila 149
— tentaculata 150
— trachelina 150
Xylariaceae 144, 145, 149

Z

Zizania aquatica 350
Zodiomyces 207
Zoopagales 81
Zoopage 82
Zoophagus 48
— tentaclum 49
Zygomycetes 19, 65
Zygorhynchus 70
Zygosaccharomyces 102
Zythia 430
— pinastri 430
— resinae 430

СОДЕРЖАНИЕ

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ (MYXOMYCOTA). *Т. П. Сизова* 5

ОТДЕЛ ГРИБЫ (MYCOTA). *М. В. Горленко* 13

Общая характеристика *М. В. Горленко* 15

КЛАСС ХИТРИДИОМИЦЕТЫ (CHYTRIDIOMYCETES). *Т. П. Сизова* 23

Порядок Хитридиевые (Chytridiales) . . . . . —
Порядок Бластокладиевые (Blastocladiales) . . . 28
Порядок Монооблефаридовые (Monoblepharidales) 32

КЛАСС ООМИЦЕТЫ (OOMYCETES). *М. В. Горленко* 35

Порядок Сапролегниевые (Saprolegniales). *Т. П. Сизова* . . . . —
Порядок Лептомитовые (Leptomitales). *Т. П. Сизова* 40
Порядок Лагенидиевые (Lagenidiales). *Т. П. Сизова* 41
Порядок Пероноспоровые (Peronosporales). *Н. С. Новотельнова* 42
Семейство Питиевые (Pythiaceae). *Ю. Т. Дьяков* 45
Семейство Пероноспоровые (Peronosporaceae). *Н. С. Новотельнова* 56
Семейство Цистоповые (Cystopaceae). *Н. С. Новотельнова* 63

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCETES). *М. В. Горленко* 65

Порядок Мукоровые (Mucorales). *А. А. Милько* —
Семейство Мортиерелловые (Mortierellaceae) 68
Семейство Пилоболовые (Pilobolaceae) . . . —
Семейство Мукоровые (Mucoraceae) 69
Семейство Тамнидиевые (Thamnidiaceae) . . 70
Семейство Пиптоцефалидиевые (Piptocephalidaceae) 71
Семейство Куннингамелловые (Cunninghamellaceae), Кикселловые (Kickxellaceae) и Димаргаритовые (Dimargaritaceae) 72
Порядок Эндогоновые (Endogonales). *Т. П. Сизова* —
Порядок Энтомофторовые (Entomophthorales). *А. А. Евлахова* 73
Порядок Зоопагальные (Zoopagales). *Т. П. Сизова* 82

КЛАСС ТРИХОМИЦЕТЫ (TRICHOMYCETES). *Т. П. Сизова* 83

Порядок Амебидиевые (Amoebidiales) 84
Порядок Эккриновые (Eccrinales) . . . . —
Порядок Гарпелловые (Harpellales) . . . . . . —

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCETES). *И. И. Сидорова* 85

Подкласс Голосумчатые, или Гемиаскомицеты (Hemiascomycetidae). *И. И. Сидорова* 89

Порядок Эндомицетовые (Endomycetales). *И. И. Сидорова* 90
Семейство Эндомицетовые (Endomycetaceae). *И. И. Сидорова* . . . . —
Семейство Сахаромицетовые (Saccharomycetaceae) и другие группы дрожжей. *И. П. Бабьева* 91
Семейство Спермофторовые (Spermophthoraceae). *И. И. Сидорова* 106
Порядок Тафриновые (Taphrinales). *И. В. Каратыгин, Э. И. Слепян* 108
Порядок Протомицетовые (Protomycetales). *И. И. Сидорова* 111
Порядок Аскосферовые (Ascosphaerales). *И. И. Сидорова* 113

Подкласс Эуаскомицеты (Euascomycetidae). *И. И. Сидорова* 114

Группа порядков **Плектомицеты.** *И. И. Сидорова* 117

Порядок Эуроциевые (Eurotiales). *И. И. Сидорова* —
Семейство Гимноасковые (Gymnoascaceae) — 118
Семейство Эуроциевые (Eurotiaceae) 123
Семейство Элафомицетовые (Elaphomycetaceae) 127
Порядок Онигеновые (Onygenales). *И. И. Сидорова* 128
Порядок Микроасковые (Microascales). *И. И. Сидорова* . . . . —

Группа порядков **Пиреномицеты.** *И. И. Сидорова* 132

Порядок Эризифовые, или Мучнисторосяные, грибы (Erysiphales). *М. В. Горленко* . . . . . . —
Род Эризифе (Erysiphe) . . . . —
Род Подосфера (Podosphaera) 136
Род Микросфера (Microsphaera) 138

Род Унцинула (Uncinula) 139
Род Филлактиния Phyllactinia) 140
Род Левейллула (Leveillula) 141
Род Трихокладия (Trichocladia) 142
Род Сферотека (Sphaerotheca) . . . . —
Порядок Сферейные (Sphaeriales). *К. Л. Тарасов* 144
Семейство Хетомиевые (Chaetomiaceae) 145
Семейство Меланоспоровые (Melanosporaceae) 146
Семейство Сордариевые (Sordariaceae) . . . —
Семейство Розеллиниевые (Rosselliniaceae) . . 147
Семейство Ксиляриевые (Xylariaceae) . . . 149
Семейство Филлахоровые (Phyllachoraceae) 150
Семейство Полистигмовые (Polystigmataceae) 151
Семейство Диатриповые (Diatrypaceae) . . . —
Порядок Диапортовые (Diaporthales). *В. П. Прохоров* 152
Семейство Гномониевые (Gnomoniaceae) . . . 153
Семейство Диапортовые (Diaporthaceae) . . . 155
Семейство Вальсовые (Valsaceae) 157
Порядок Гипокрейные (Hypocreales). *И. И. Сидорова* 158
Семейство Нектриевые (Nectriaceae) 159
Семейство Гипомицетовые (Hypomycetaceae) 163
Семейство Гипокрейные (Hypocreaceae) . . . 165
Порядок Спорыньевые, или Клавицепсовые (Clavicipitales). *И. И. Сидорова* 166

Группа порядков Дискомицеты. *И. И. Сидорова* 175

Порядок Гелоциевые (Helotiales). *А. Г. Райтвийр* . . . . —
Семейство Геоглоссовые (Geoglossaceae) . . . 176
Семейство Склеротиниевые (Sclerotiniaceae) 178
Род Монилиния (Monilinia) 179
Род Склеротиния (Sclerotinia) 180
Род Циборня (Ciboria) 181
Семейство Гиалосцифовые (Hyaloscyphaceae) —
Род Дасисцифус (Dasyscyphus) 182
Род Лахнеллула (Lachnellula) . . . . . . —
Род Белонидиум (Belonidium) 183
Семейство Гелоциевые (Helotiaceae) 183
Семейство Дерматеацевые (Dermateaceae) . . 184
Порядок Фацидиевые (Phacidiales). *Д. В. Соколов* 185
Порядок Циттариевые (Cyttariales). *И. И. Сидорова* 190
Порядок Пецицевые (Pezizales). *И. И. Сидорова* 191
Семейство Саркосцифовые (Sarcoscyphaceae) 191
Семейство Морщелловые, или Сморчковые (Morchellaceae) 193
Семейство Лопастниковые, или Гельвелловые (Helvellaceae) 195
Семейство Пецицевые (Pezizaceae) 196
Семейство Аскоболовые (Ascobolaceae) . . . 197
Семейство Пиронемовые (Pyronemataceae) . . 199
Порядок Трюфелевые (Tuberales). *В. П. Прохоров* 201
Порядок Лабульбениевые (Laboulbeniales). *А. А. Евлахова* 205
Географическое распространение, и специализация . . . . —
Морфологическое строение 207

Подкласс Асколокулярные, или Локулоаскомицеты (Loculoascomycetidae). *Б. А. Томилин* . . . 208

Порядок Мириангиальные (Myriangiales) 209
Семейство Мириангиевые (Myriangiaceae) . . —
Семейство Атихиевые (Atichiaceae) 210
Семейство Пиедрайевые (Piedraiceae) . . . . —
Порядок Капнодиальные (Capnodiales) 210
Семейство Мелиолевые (Meliolaceae) 211
Семейство Хетотириевые (Chaetothyriaceae) —
Семейство Капнодиевые (Capnodiaceae) . . . —
Семейство Микротиревые (Microthyriaceae) —
Семейство Астериновые (Asterinaceae) . . . . —
Порядок Дотиоральные (Dothiorales) 212
Семейство Ботриосфериевые (Botryosphaeriaceae) . . . . —
Семейство Дотиоровые (Dothioraceae) . . . 213
Семейство Пармуляриевые (Parmulariaceae) —
Порядок Дотидеальные (Dothideales) 212
Семейство Псевдосфериевые (Pseudospaeriaceae) 214
Семейство Плеоспоровые (Pleosporaceae) . . 215
Семейство Вентуриевые (Venturiaceae) . . . 219
Семейство Микосфереллевые (Mycosphaerellaceae) 221
Порядок Гистериальные (Hysteriales) 224
Семейство Гистериевые (Hysteriaceae) 225

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCETES) *Л. В. Гарибова* 226

Подкласс Холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae). *Л. В. Гарибова* 228

Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiales). *Э. Х. Пармасто* . . . . —

Группа порядков **Гименомицеты.** *Л. В. Гарибова* 229

Порядок Афиллофоровые (Aphyllophorales). *Э. Х. Пармасто* 234
Трутовые грибы. *М. А. Бондарцева* . . 235
Семейство Фистулиновые (Fistulinaceae). *М. А. Бондарцева* 244
Семейство Пориевые (Poriaceae). *М. А. Бондарцева* . . . . —
Семейство Гименохетовые (Hymenochaetaceae). *М. А. Бондарцева* 246
Семейство Ганодермовые (Ganodermataceae). *М. А. Бондарцева* 247
Семейство Полипоровые (Polyporaceae). *М. А. Бондарцева* . . . . —
Семейство Скутигеровые (Scutigeraceae). *М. А. Бондарцева* 248
Семейство Болетопсидные (Boletopsidaceae). *М. А. Бондарцева* . . . . —
Семейство Бондарцевиевые (Bondarzewiaceae). *М. А. Бондарцева* . . . . —
Семейство Кортициевые (Corticiaceae). *Э. Х. Пармасто* . . . . —
Семейство Кониофоровые (Coniophoraceae). *Э. Х. Пармасто* 251
Семейство Стереовые (Stereaceae). *Э. Х. Пармасто* 253
Семейство Цифелловые (Cyphellaceae). *Э. Х. Пармасто* . . . . —
Семейство Шизофилловые (Schizophyllaceae). *Э. Х. Пармасто* 254
Семейство Лахнокладиевые (Lachnocladiaceae). *Э. Х. Пармасто* 255
Семейство Рогатиковые (Clavariaceae). *Э. Х. Пармасто* . . . . —
Семейство Лисичковые (Cantharellaceae). *Э. Х. Пармасто* 257
Семейство Ежовиковые (Hydnaceae). *Э. Х. Пармасто* 258
Семейство Телефоровые (Thelephoraceae). *Э. Х. Пармасто* . . . . —
Порядок Агариковые, или Пластинчатые (Agaricales). *Л. В. Гарибова* 260
Семейство Болетовые (Boletaceae). *Б. П. Васильков* 261
Семейство Свинуховые (Paxillaceae). *Э. К. Вимба* 271
Семейство Мокруховые (Gomphidiaceae). *Э. К. Вимба* 272

Семейство Гигрофоровые (Hygrophoraceae). *Э. К. Вимба* 272
Семейство Трихоломовые, или Рядовковые (Tricholomataceae). *Д. Г. Мелик-Хачатрян* 273
Семейство Аманитовые (Amanitaceae). *М. В. Горленко* 277
Семейство Агариковые, или Шампиньоновые (Agaricaceae). *Л. В. Гарибова* 284
Род Агарикус, или Шампиньон (Agaricus) 286
Род Макролепиота (Macrolepiota), или Грибы-зонтики 290
Род Лепиота (Lepiota) 292
Род Цистодерма (Cystoderma) 293
Род Фэолепиота (Phaelepiota) 294
Семейство Навозниковые, или Копринусовые (Coprinaceae). *Л. В. Гарибова* 294
Род Копринус (Coprinus) 295
Род Псатирелла (Psathyrella) 297
Род Панэолус (Panaeolus) 298
Род Анеллярия (Anellaria) . . . . —
Семейство Строфариевые (Strophariaceae). *Л. В. Гарибова* 299
Род Строфария (Stropharia) . . . . —
Род Псилоцибе (Psilocybe) 300
Род Гифолома (Hypholoma) 301
Род Кюнеромицес (Kuehneromyces) . . . 303
Род Фолиота (Pholiota) 305
Семейство Паутинниковые (Cortinariaceae). *Д. Г. Мелик-Хачатрян* 306
Семейство Крепидотовые (Crepidotaceae). *Д. Г. Мелик-Хачатрян* 309
Семейство Сыроежковые (Russulaceae). *Э. К. Вимба* 310
Род Млечник (Lactarius) . . . . —
Род Сыроежки (Russula) 312

Группа порядков Гастеромицеты. *Л. В. Гарибова* 316

Гастеромицеты-лигнофилы 321
Почвенные лесные гастеромицеты-сапрофиты . . 323
Подземные гастеромицеты 329
Почвенные гастеромицеты открытых пространств 330

Подкласс Гетеробазидиальные грибы (Heterobasidiomycetidae). *А. Г. Райтвийр* 338

Порядок Аурикуляриевые (Auriculariales). . . . —
Семейство Септобазидиевые (Septobasidiaceae) 339
Семейство Аурикуляриевые (Auriculariaceae) 340
Семейство Флеогеновые (Phleogenaceae) . . 341
Порядок Дрожалковые (Tremellales) 342
Семейство Сиробазидиевые (Sirobasidiaceae) —
Семейство Дрожалковые (Tremellaceae) . . —
Семейство Дакримицевые (Dacrymycetaceae) 344

Подкласс Телиоспоромицеты (Teliosporomycetidae). *Л. В. Гарибова* 346

Порядок Головневые (Ustilaginales). *Э. И. Слепян, И. В. Каратыгин* 346
Порядок Ржавчинные (Uredinales). *С. Н. Лекомцева* 353
Семейство Мелампсоровые (Melampsoraceae) 356
Семейство Пукциниевые (Pucciniaceae) . . 359

КЛАСС НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI), ИЛИ ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (DEUTEROMYCES). *И. И. Сидорова* 370

Порядок Гифомицеты (Hyphomycetales). *И. И. Сидорова* 376
Почвенные гифомицеты. *М. А. Литвинов* —
Род Пеницилл (Penicillium). *Т. П. Сизова* 383
Род Аспергилл (Aspergillus). *Т. П. Сизова* . . 387
Несовершенные грибы — сапрофиты на древесине и растительных остатках. *Т. П. Сизова* 392
Гифомицеты — паразиты растений. *М. В. Горленко* 393
Род Ботритис (Botrytis). *М. В. Горленко* . . —
Род Вертицилл (Verticillium). *Г. Д. Успенская* 395
Род Церкоспорелла (Cercosporella). *И. И. Сидорова* 398
Род Пирикулярия (Piricularia). *И. И. Сидорова* . . . . —
Род Кладоспорий (Cladosporium). *Л. М. Левкина* 399
Род Тиелавиопсис (Thielaviopsis). *И. И. Сидорова* 401
Род Церкоспора (Cercospora). *И. И. Сидорова* 402
Род Гельминтоспорий (Helminthosporium). *Л. М. Левкина* 404
Род Альтернария (Alternaria). *Л. М. Левкина* 406
Род Стемфилий (Stemphylium). *Л. М. Левкина* 408
Род Фузариум (Fusarium). *М. Ю. Степанова* 409
Водные гифомицеты. *И. А. Дудка* 413

Хищные гифомицеты. *И. И. Сидорова* 416
Порядок Меланкониальные (Melanconiales). *Л. М. Левкина* 420
Порядок Сферопсидальные (Sphaeropsidales). *Г. Д. Успенская* 424
Порядок Стерильные мицелии (Mycelia sterilia, или Agonomycetales). *М. В. Горленко* . . . 438

Энтомопатогенные несовершенные грибы. *А. А. Евлахова* 439

Микофильные несовершенные грибы. *И. И. Сидорова* 442
Указатель терминов 449
Указатель русских названий 454
Указатель латинских названий 461

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

том
2

Редактор Н. В. КОРОЛЕВА
Редактор карт
М. Д. КИСЕЛЕВА
Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ
Цветные иллюстрации
В. С. ЮДИНА
Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ
Технический редактор
М. Д. КОЗЛОВСКАЯ
Корректоры
Е. А. БЛИНОВА,
Т. А. КУЗНЕЦОВА
Составитель указателя
И. И. СИДОРОВА
Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

Сдано в набор 2/VII 1975 г. Подписано к печати 17/III 1976 г. 84×108$^{1}/_{16}$. Бумага тип. № 1. Печ. л. 30+вкл. 4 л.+форзац 0,25. Условн. л. 50,40 +вкл. 6,72+форзац 0,42. Уч.-изд. л. 56,99+вкл. 6,92+форзац 0,80. Тираж 300 тыс. экз. Заказ 4053.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета Совета Министров РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени московская типография № 2 «Союзполиграфпрома» при Государственном Комитете Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, И-85, проспект Мира, 105.

Цена 3 р. 60 к.

Ж71 **Жизнь** растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 2. Грибы. Под ред. проф. М. В. Горленко. М., «Просвещение», 1976.

479 с. с ил.; 32 л. ил.

Второй том издания «Жизнь растений» описывает образ жизни грибов и близкой к ним группы организмов — слизевиков (миксомицетов). В популярной форме освещены общие сведения о строении грибов, способах их размножения, о типах спороношения и плодовых тел, о способах питания. Многообразие грибов описано в систематическом плане от низших к высшим Том иллюстрирован цветными и тоновыми вклейками, оригинальными рисунками, картами и схемами.

Ж $\frac{60501-450}{103(03)-76}$ Подп. изд. 58

Таблица 1. **Слизевики:**

1 — цератиомикса (Ceratiomyxa): общий вид спороношения, справа — часть спороношения со спорами; *2* — ликогала (Lycogala): молодые (розовые) и старые (бурые) эталии; слева — псевдокапиллиций и споры; *3* — арцирия (Arcyria): внешний вид спороношения с капиллицием (в центре), справа — часть капиллиция и споры; *4* — трихия (Trichia): внешний вид спороношения (внизу — часть капиллиция и споры).

Таблица 2. **Слизевики:**

1 — дидерма (Diderma): внешний вид спороношения, внизу — часть капиллиция и споры; *2* — стемонитис (Stemonitis): внешний вид спороношения, слева — часть сетчатого капиллиция и споры; *3* — физарум (Physarum): общий вид спороношения, внизу — часть капиллиция и споры; *4* — леокарпус (Leocarpus): общий вид спороношения, внизу — часть капиллиция и споры.

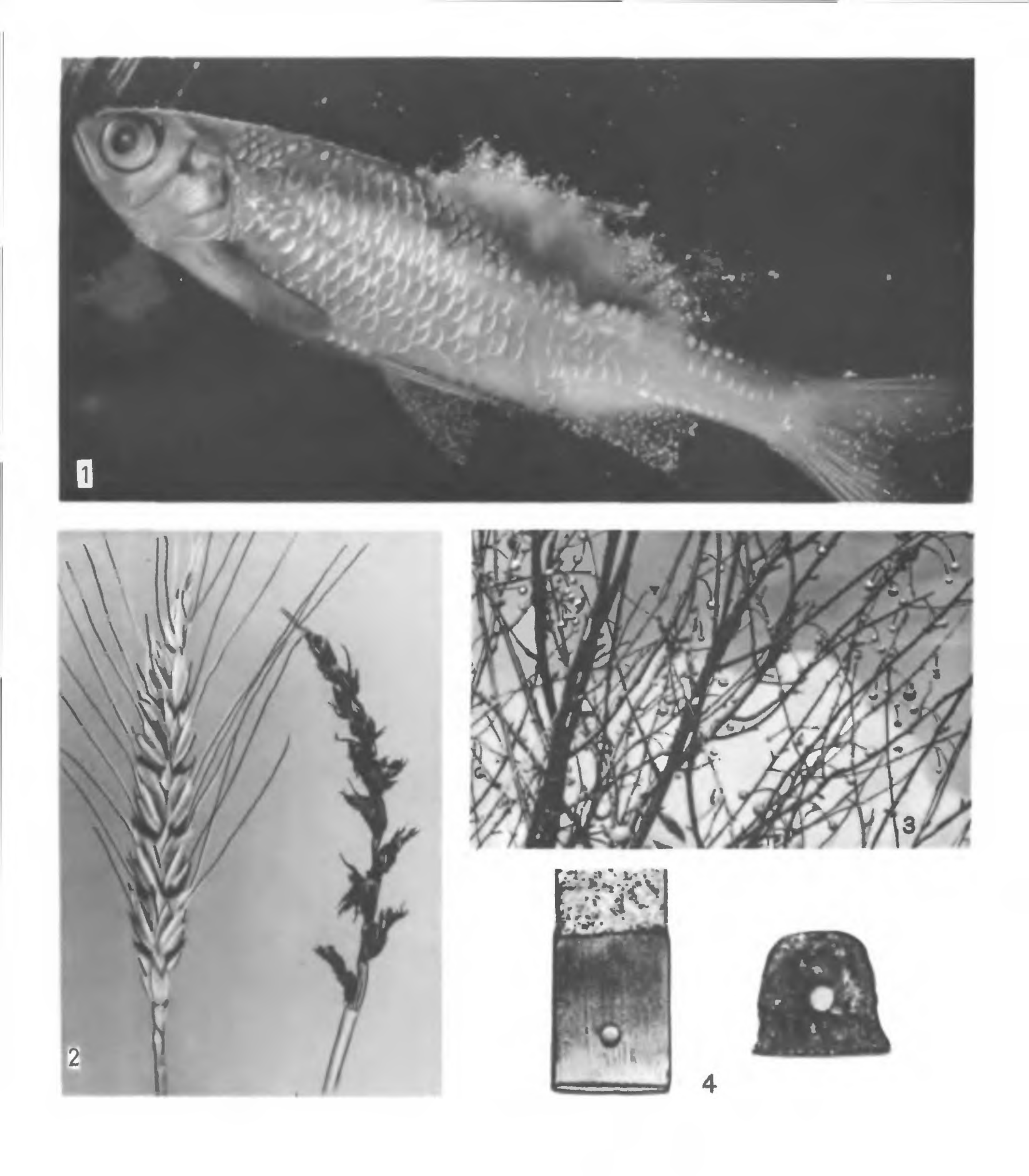


Таблица 3. **Вредная деятельность грибов:**

1 — сапролегния (Saprolegnia), паразитирующая на рыбе; *2* — колос пшеницы, пораженный головней (справа); *3* — осыпание листьев и плодов вишни, пораженной коккомикозом; *4* — грибная коррозия металла: слева — начало разрушения, справа — конец процесса.

Таблица 4. **Вредная деятельность грибов: разрушение красочного слоя старинной иконы плесневыми грибами.**

Таблица 5. **Хитридиевые грибы-паразиты:**

1 — «черная ножка» капустной рассады (возбудитель — Olpidium brassicae): внешний вид больного растения и клетка с паразитом; *2* — рак картофеля (возбудитель — Synchytrium endobioticum): внешний вид поражения и клетка с паразитом; *3* — стебель и лист кукурузы, пораженные физодермозом (возбудитель — Physoderma zeae-maydis).

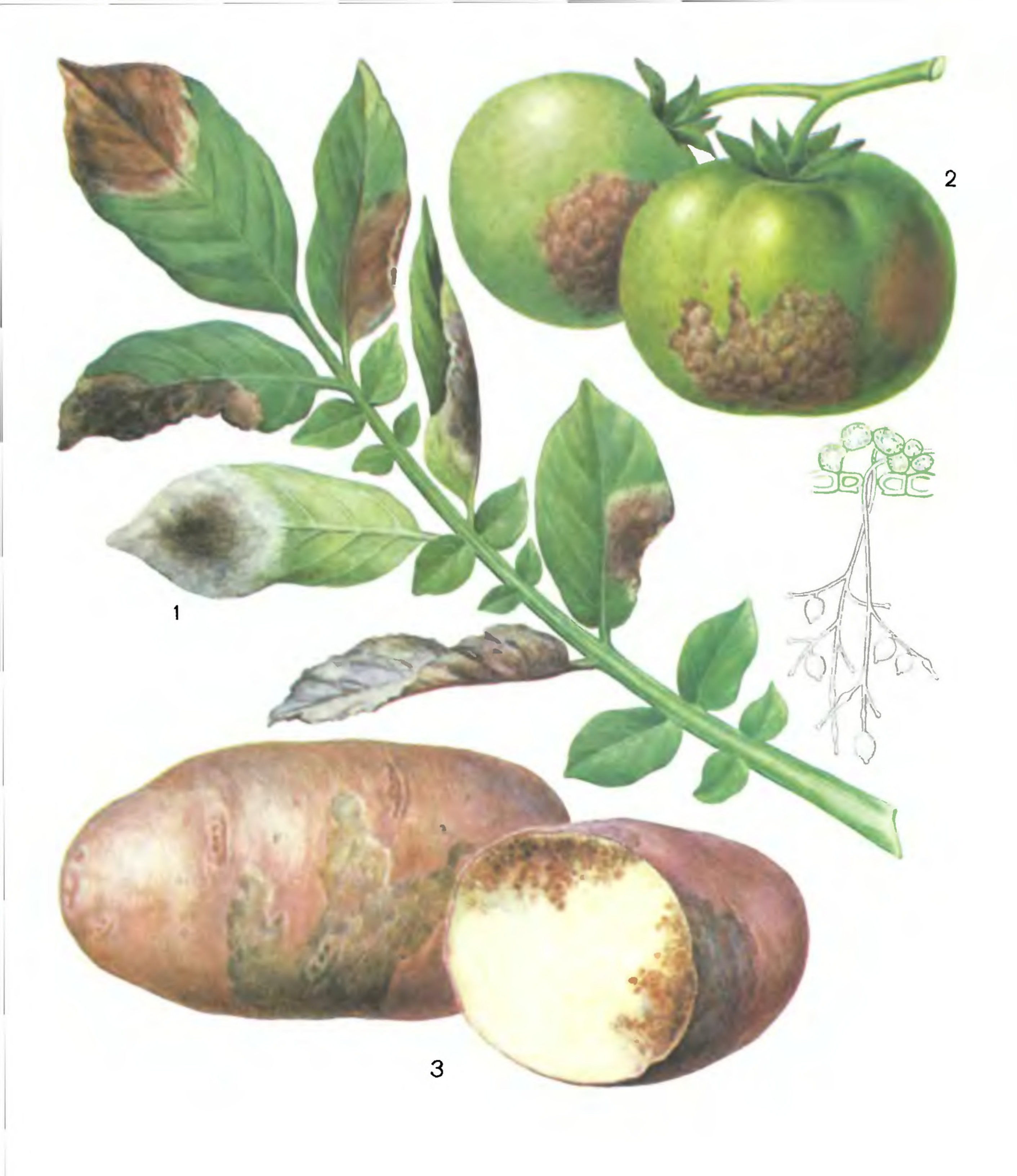


Таблица 6. **Фитофтороз картофеля и томатов:**

1 — поражение листьев картофеля; *2* — поражение плодов томатов; *3* — поражение клубней картофеля.

Таблица 7. **Пероноспоровые грибы:**

1 — фитофтороз женьшеня: пораженные корень и листья; *2* — питиум нерегулярный (Pythium irregulare) на корнях растений гороха; **3** — питиум афанидерматум (P. aphanidermatum) на соприкасающихся с почвой плодах тыквы; *4* — базидиофтороз: налет гриба на листе мелколепестника; *5* — склероспора злаковая (Sclerospora graminicola) на могаре: разрушеннные грибом листья; *6* — плазмопара подсолнечниковая (Plasmopara helianthi): карликовое растение с налетом гриба на нижней стороне листьев; *7* — плазмопара белоснежная (P. nivea) на сныти: налет гриба на листьях.

Таблица 8. **Пероноспоровые грибы:**

1 — пероноспора чистяковая (Peronospora ficariae): налет на листьях ветреницы; *2* — пероноспора разрушающая (P. destructor): пораженный цветонос лука; *3* — пероноспора хмеля (Pseudoperonospora humuli): колосовидный побег, налет на листьях; *4* — цистопус кандидус (Cystopus candidus): искривленный стебель, видоизмененные стручочки, пустулы на листьях пастушьей сумки; *5* — бремия салатовая (Bremia lactucae): налет гриба на листьях одуванчика.

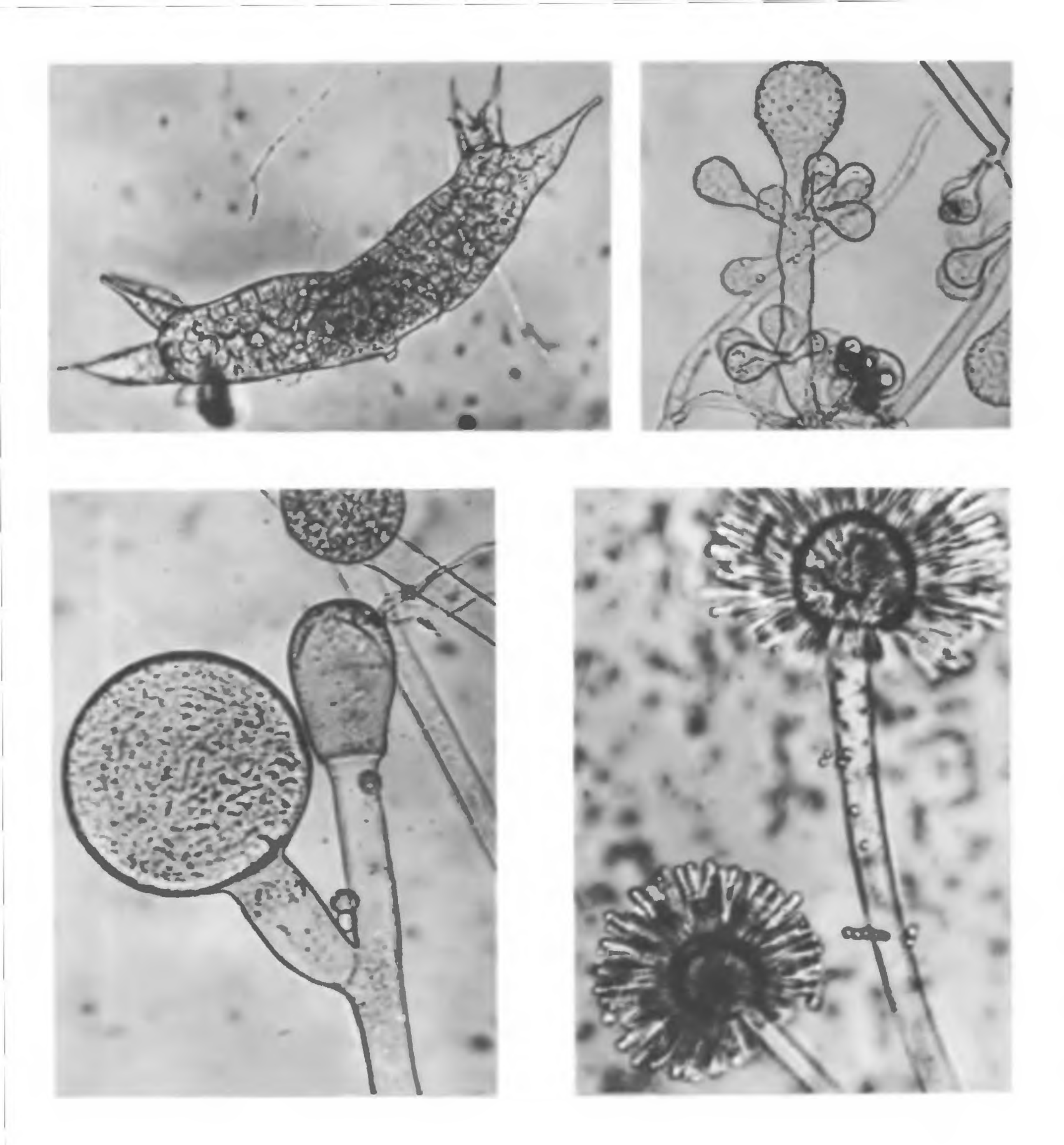


Таблица 9. **Спороношения мукоровых грибов:**

вверху слева — эхиноспорангий поперечный (Echinosporangium transversalis); вверху справа — куннингамелла эхинулята (Cunninghamella echinulata); внизу слева — мукор петринсулярис (Mucor petrinsularis); внизу справа — синцефалярструм кистевидный (Syncephalastrum racemosum)

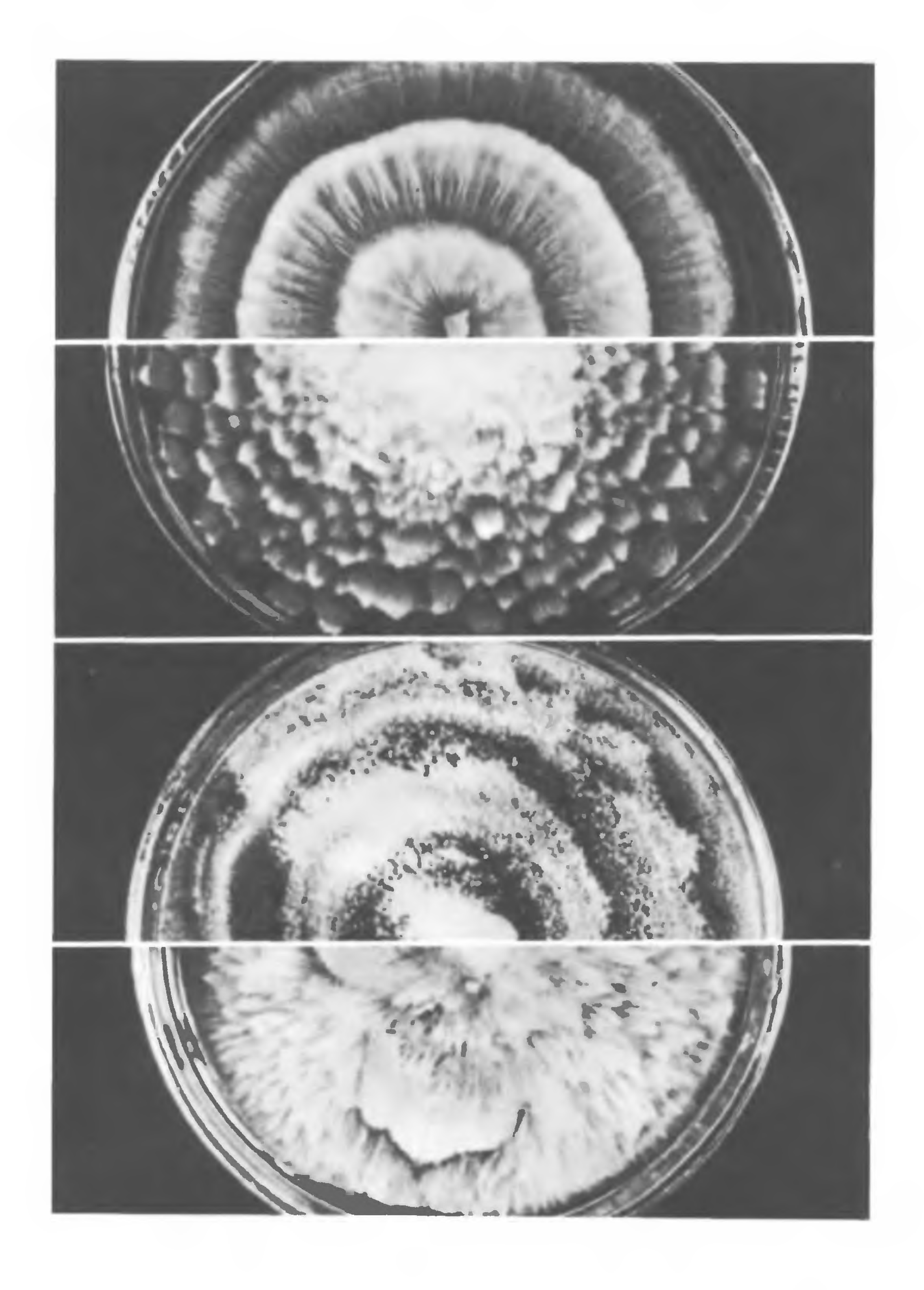


Таблица 10. **Колонии разных видов рода мортиерелла (Mortierella) на агаре.**

Таблица 11. **Спорангий мукорового гриба пилоболв(Pilobolus).**

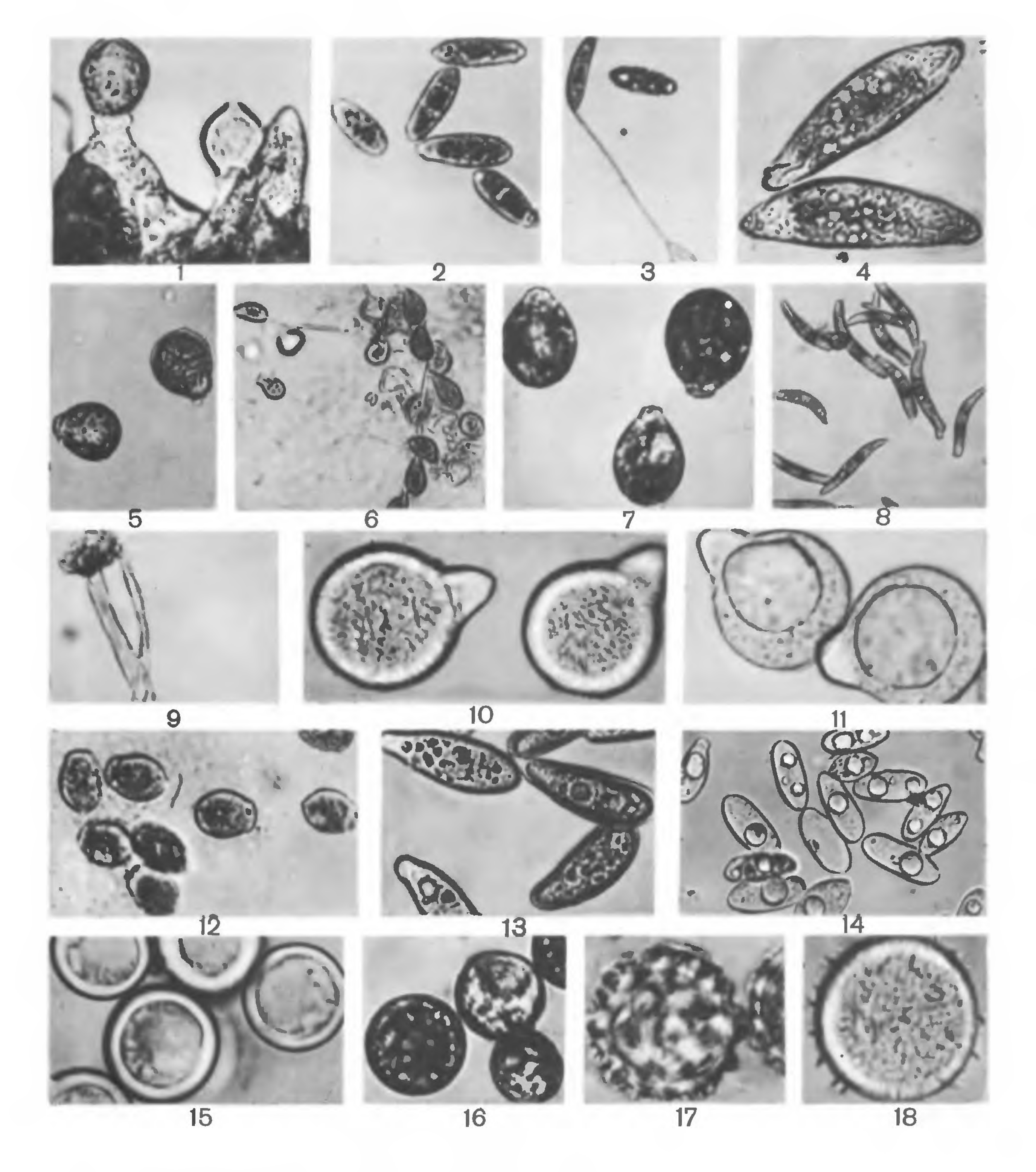


Таблица 12. **Конидии и покоящиеся споры энтомофторовых грибов:**

1 — энтомофтора мушиная (Entomophthora muscae): конидиеносцы с конидиями; *2* — энтомофтора сфероспермa (E. sphaerosperma): конидии; *3* — тот же гриб — конидии с капиллярными конидиеносцами и вторичная конидия; *4* — энтомофтора ризоспора (E. rhyzospora): конидии; *5* — энтомофтора Фрезениуса (E. fresenii): конидии; *6* — тот же гриб: первичные и миндалевидные вторичные конидии; *7,8* — конидии энтомофторы Грилли (E. grilli) и энтомофторы конической (E. conica); *9* — ризоиды энтомофторы апикулята (E. apiculata); *10—14* — конидии энтомофторы корончатой (E. coronata), энтомофторы Такстера (E. thaxteri), энтомофторы комариной (E. culicis), энтомофторы дугоспоровой (E. curvispora), энтомофторы тли (E. aphidis); *15—18* — покоящиеся споры энтомофторы сфероспермa (E. sphaerosperma), энтомофторы Такстера (E. thaxteri), энтомофторы Фрезениуса (E. fresenii), энтомофторы шиповатоспоровой (E. echinospora), энтомофторы корончатой (E. coronata).

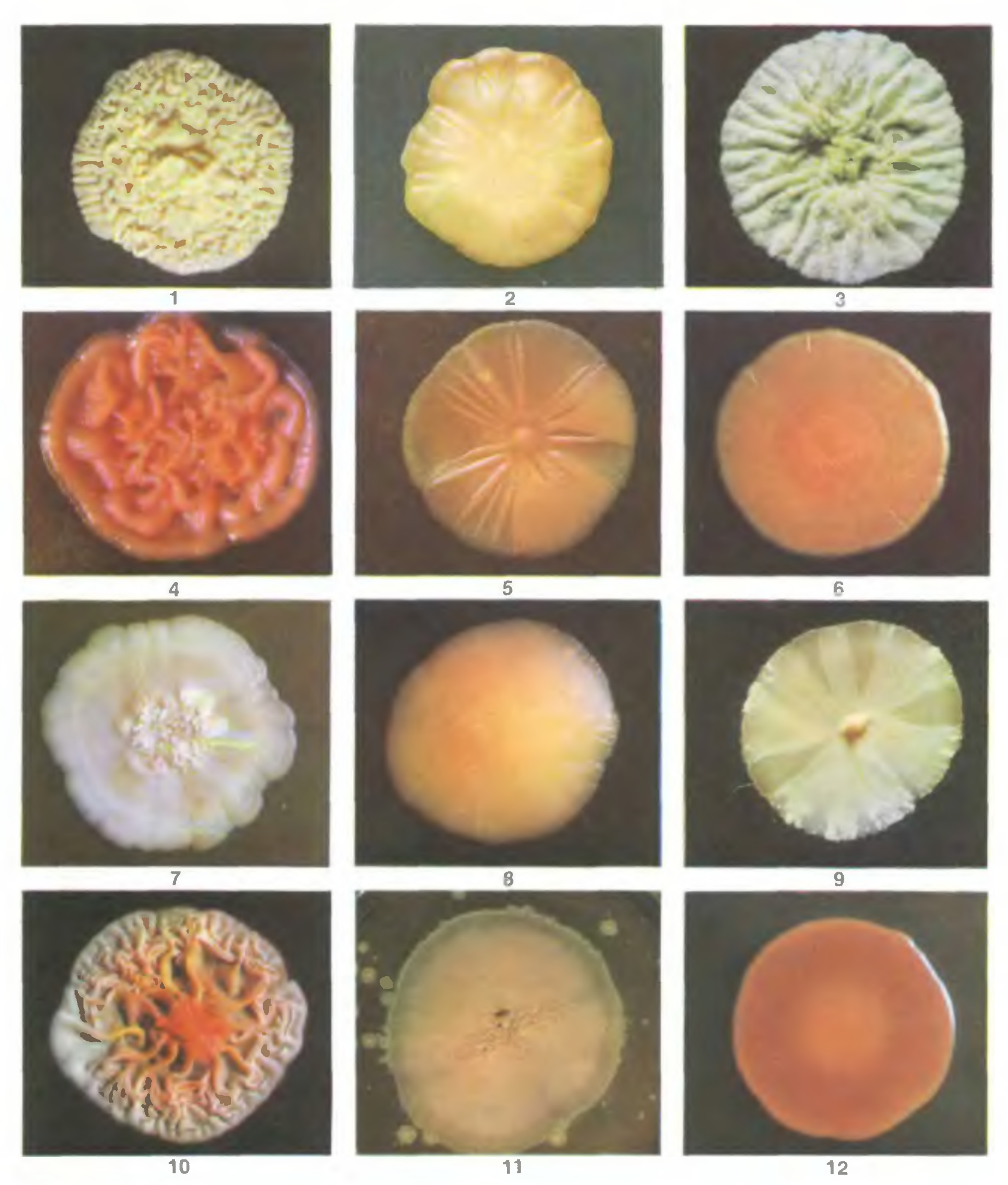


Таблица 13. **Колонии дрожжевых грибов на питательной среде:**

1 — пекарские дрожжи (Saccharomyces cerevisiae); *2* — мечниковия прекраснейшая (Metschnikowia pulcherrima); *3* — кандида земляная (Candida humicola); *4* — родоторула клейкая (Rhodotorula glutinis); *5* — родоторула красная (R. rubra); *6* — родоторула золотистая (R. aurantiaca); *7* — дебариомицес Кантарелли (Debaryomyces cantarelli); *8* — криптококк Лавра (Cryptococcus laurentii); *9* — надсония продолговатая (Nadsonia elongata); *10* — спороболомицес розовый (Sporobolomyces roseus); *11* — спороболомицес хольсатикус (S. holsaticus); *12* — родоспоридиум диобоватум (Rhodosporidium diobovatum).

Таблица 14. **Ультраструктура дрожжевой клетки.**

Таблица 15. **Аскоспоры эупенициллов (Eupenicillium)** (фото в сканирующем микроскопе).

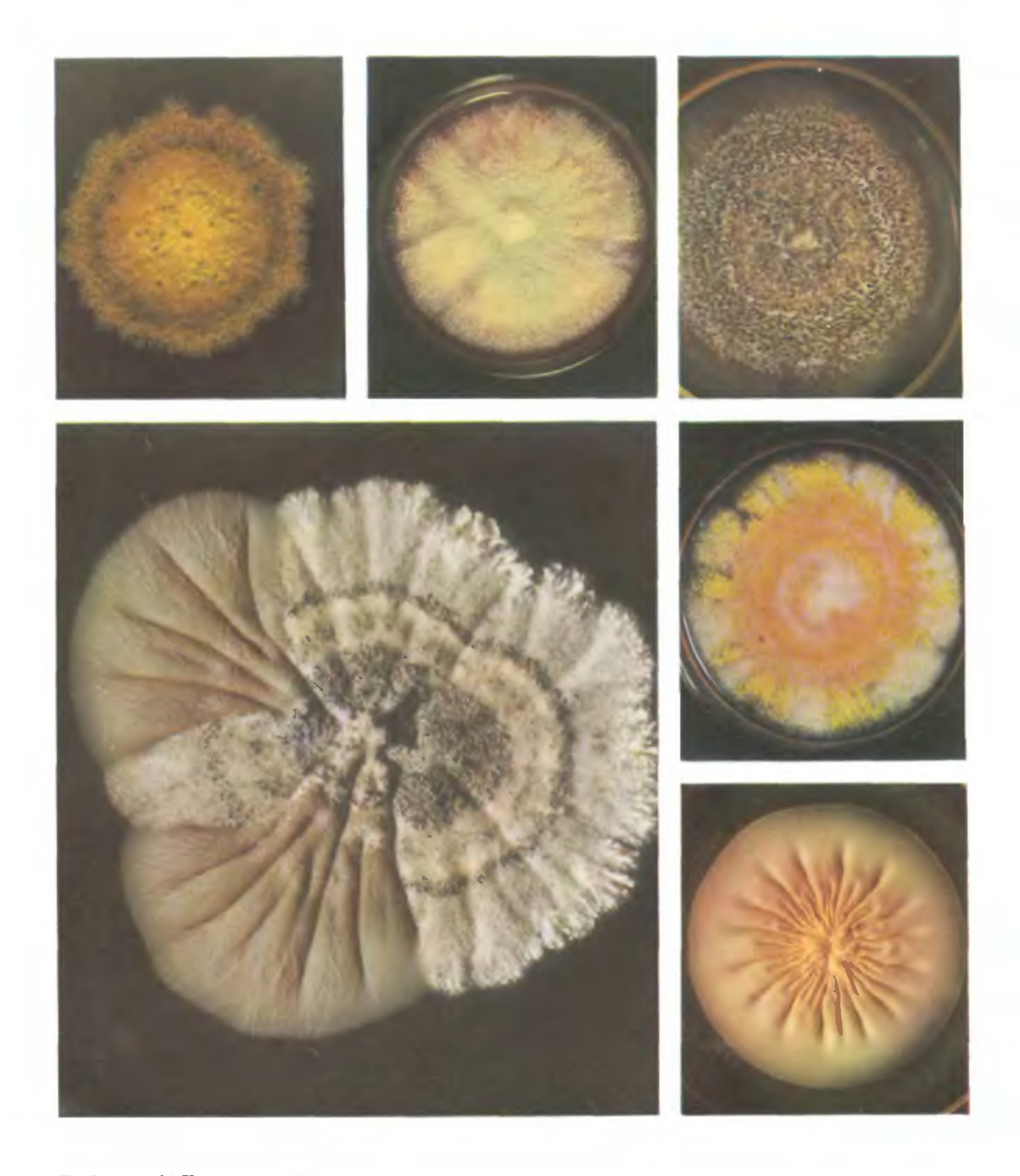


Таблица 16. **Колонии эуроциевых грибов:**

вверху слева — эуроциум ползучий (Eurotium repens); **вверху в середине** — неосартория Фишера (Neosartorya fischeri); **вверху справа** — петромицес чесночный (Petromyces alliaceus); **в середине справа** — таларомицес желтый (Talaromyces flavus); **внизу слева** — эмерицеллопсис почвенный (Emericellopsis terricola); **внизу справа** — конидиальная стадия гриба из рода эмерицеллопсис (Emericellopsis).

Таблица 17. **Мучнисто-росяные грибы (пораженные растения и плодоношения грибов):**

1 — мучнистая роса яблони (возбудитель — Podosphaera leucotricha); *2* — мучнистая роса дуба (возбудитель — Microsphaera alphitoides); *3* — мучнистая роса флоксов (возбудитель — Erysiphe cichoracearum).

Таблица 18. **Сферейные и диапортовые грибы:**

1 — лист грецкого ореха, пораженный гномонией тонкозаостренной (Gnomonia leptostyla): вверху слева — конидиальное спороношение (ложе); вверху справа — перитеции; *2* — поражение плода грецкого ореха тем же грибом; *3,4* — разветвленные стромы различных видов ксилярии (Xylaria); *5* — гипоксилон (Hypoxylon).

Таблица 19. **Гипокрейные грибы:**

1 — нектрия киноварно-красная (Nectria cinnabarina): слева — стромы гриба на ветке, справа вверху — конидиальная строма гриба и перитеции; *2* — пекиелла желто-зеленеющая (Peckiella luteovirens): внизу — пораженные сыроежки, вверху — перитеции паразита в строме; *3* — гипокрея подушковидная (Hypocrea pulvinata) на окаймленном трутовике, слева — перетеции гриба в строме.

Таблица 20. **Спорыньевые грибы:**

1 — чехловидная болезнь ежи сборной; справа — перитеций возбудителя (Epichloë typhina) в строме; *2* — спорынья пурпурная (Claviceps purpurea) (слева — колос со склероциями, справа — проросший склероций); *3* — кордицепс военный (Cordyceps militaris) на гусенице.

Таблица 21. **Гелоциевые грибы:**

вверху слева направо: склеротиния клубневая (Sclerotinia tuberosa), калицелла цитрусовая (Calicella citrina), дазисцифелла калициевидная (Dasiscyphella caliciformis); внизу слева — монилиния фруктовая (Monilinia fructigena); внизу справа — корине саркоидная (Coryne sarcoides).

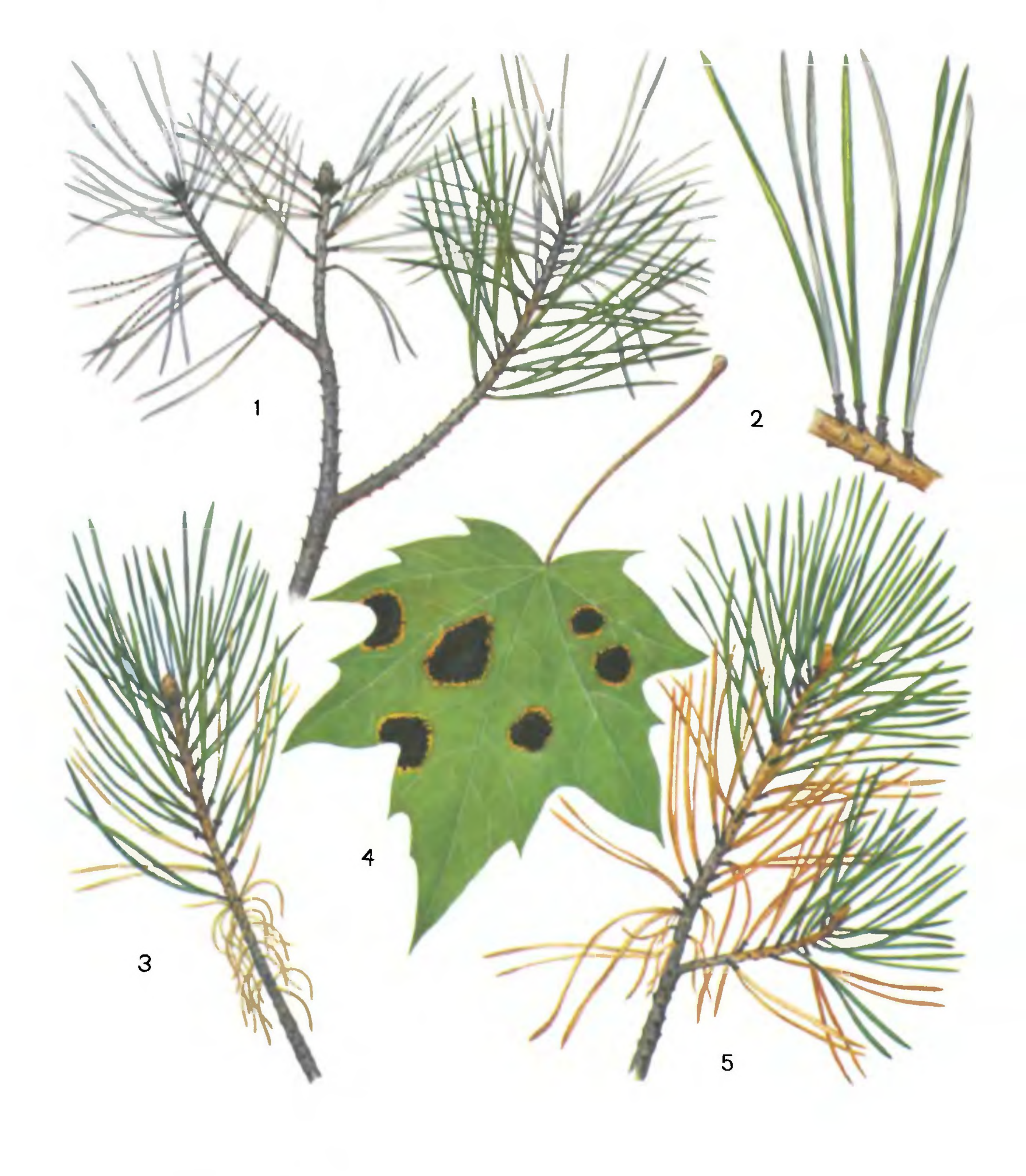


Таблица 22. **Фацидиевые грибы:**

1 — сосна, пораженная болезнью снежное шютте; *2* — характер поражения хвоинок болезнью снежное шютте; *3* — гриб лофодермиум сосновый (Lophodermium pinastri) на сосне; *4* — лист клена, пораженный черной пятнистостью (возбудитель — Rhytisma acerinum); *5* — хвоя сосны, пораженная грибом гиподермелла бороздчатая (Hypodermella sulcigena).

Таблица 23. **Пецицевые грибы:**

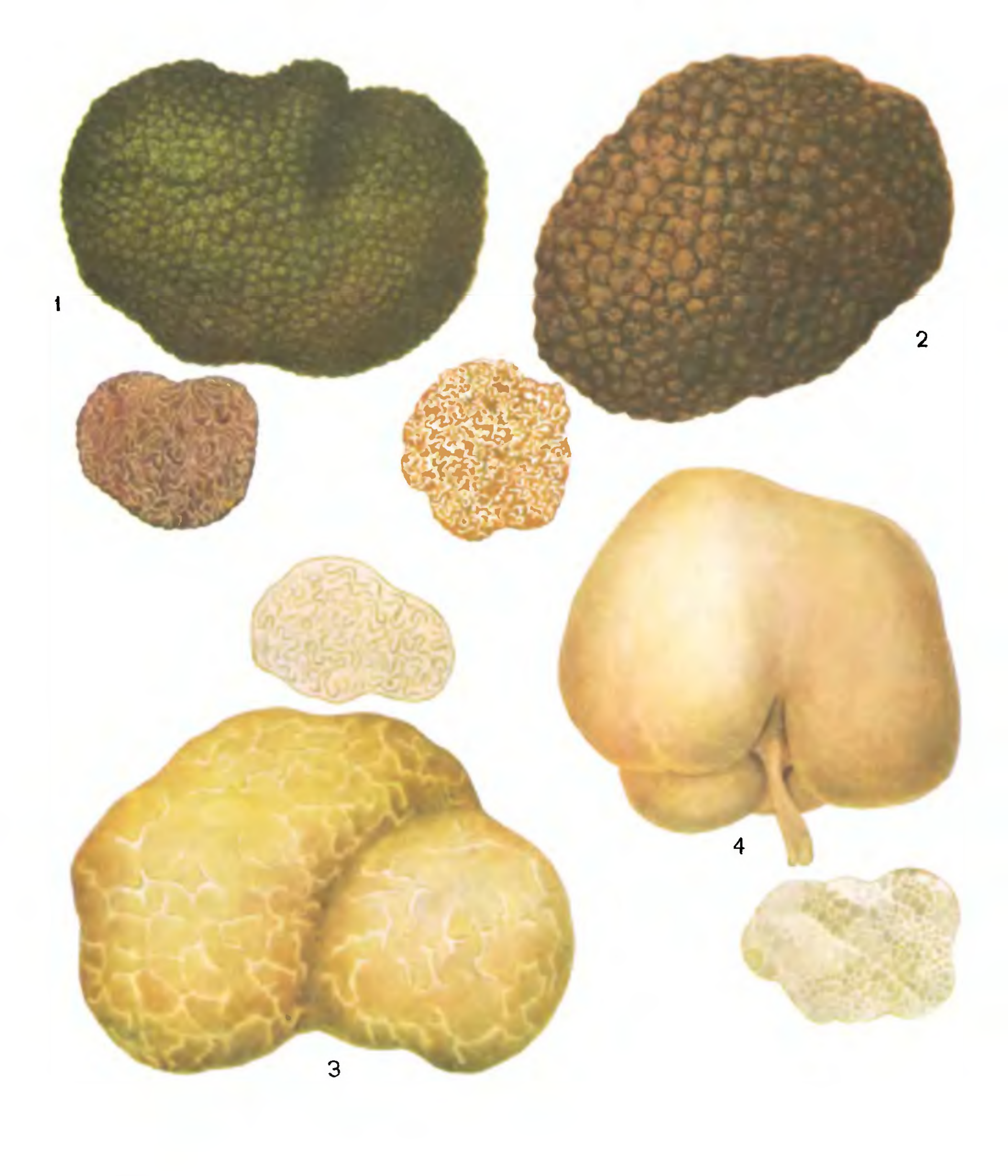
вверху — саркосома шаровидная (Sarcosoma globosum); внизу слева — дисцина щитовидная (Discina ancilis); внизу справа — саркосцифа ярко-красная (Sarcoscypha coccinea).

Таблица 24. **Пецицевые грибы:**

1 — сморчок конический (Morchella conica); *2* — шапочка сморчковая (Verpa bohemica); *3* — гельвелла ямчатая (Helvella lacunosa); *4* — строчок обыкновенный (Gyromitra esculenta).

Таблица 25. **Пецицевые грибы:**

вверху слева — алеврия оранжевая (Aleuria aurantia); вверху справа — аскофанус мясо-красный (Ascophanus carneus); внизу справа — пиронема омфалодес (Pyronema omphalodes); в середине слева — гумария шерстистая (Humaria subhirsuta); внизу слева — пецица фиолетовая (Peziza violacea).



Т а б л и ц а 26. **Трюфелевые грибы:**

1 — трюфель черный (французский) (Tuber melanosporum); 2 — трюфель летний (T. aestivum); 3 — трюфель белый (Choiromyces meandriformis); 4 — трюфель африканский (Terfezia leonis). Всюду показаны внешний вид и разрез плодовых тел.

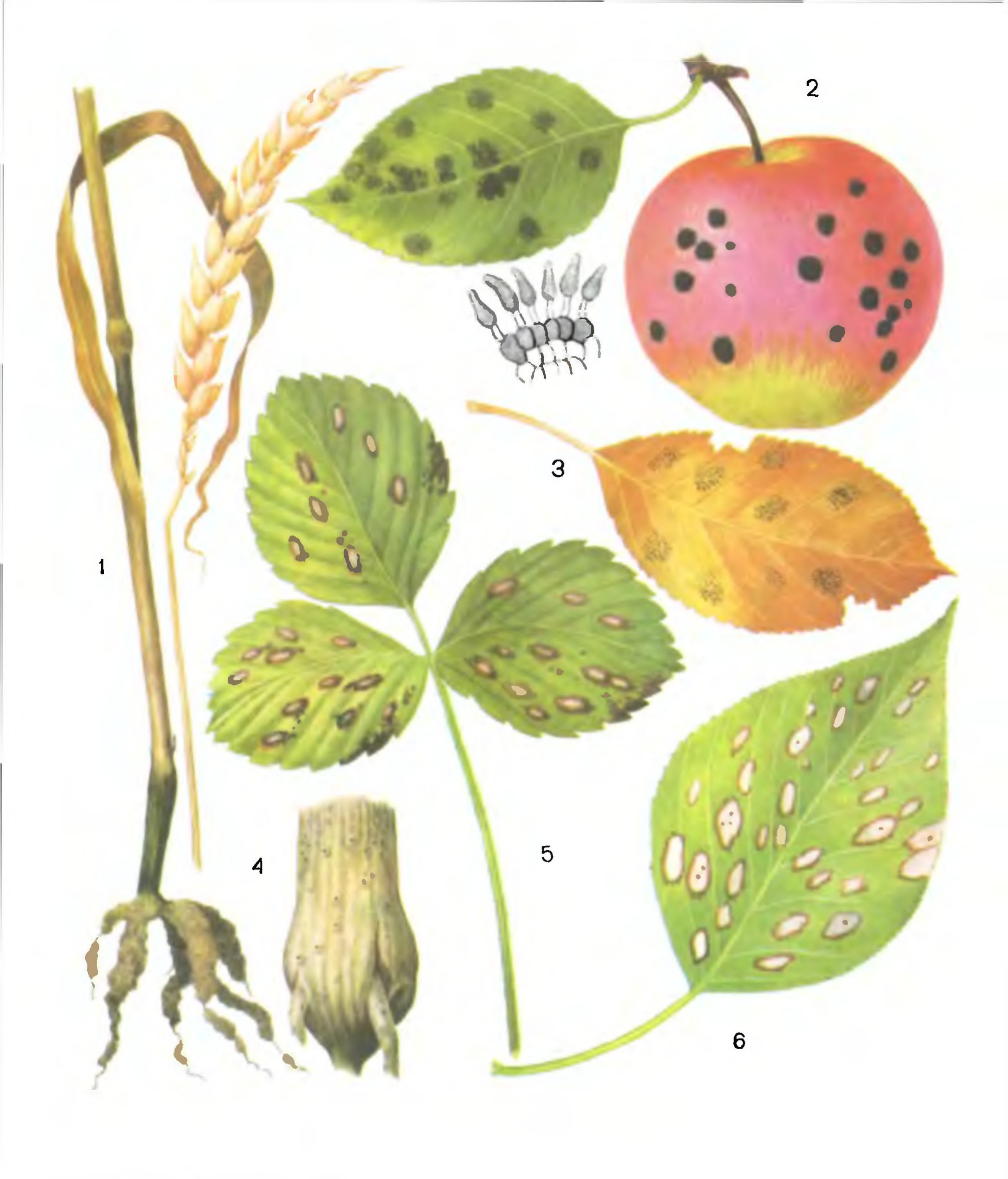


Таблица 27. **Асколокулярные грибы:**

1, 4 — офиоболез пшеницы (возбудитель — Ophiobolus graminis); *2, 3* — парша яблони (возбудитель — Venturia inaequalis); *5* — белая пятнистость листьев земляники; *6* — белая пятнистость листьев груши.

Таблица 28. **Плодовые тела трутовых грибов:**

1 — слева — плоский трутовик (Ganoderma applanatum); вверху — ганодерма смолистая (G. resinaceum); справа — феллинус чернополосный (Phellinus nigrolimitatus); *2* — глеофиллум пихтовый (Gloeophyllum abietinum); *3,5* — фибулопория кремовая (Fibuloporia cremea); *4* — фибулопория маппа (Fibuloporia mappa).

Таблица 29. **Трутовики:**
вверху — настоящий (Fomes fomentarius); внизу — ложный (Phellinus igniarius).

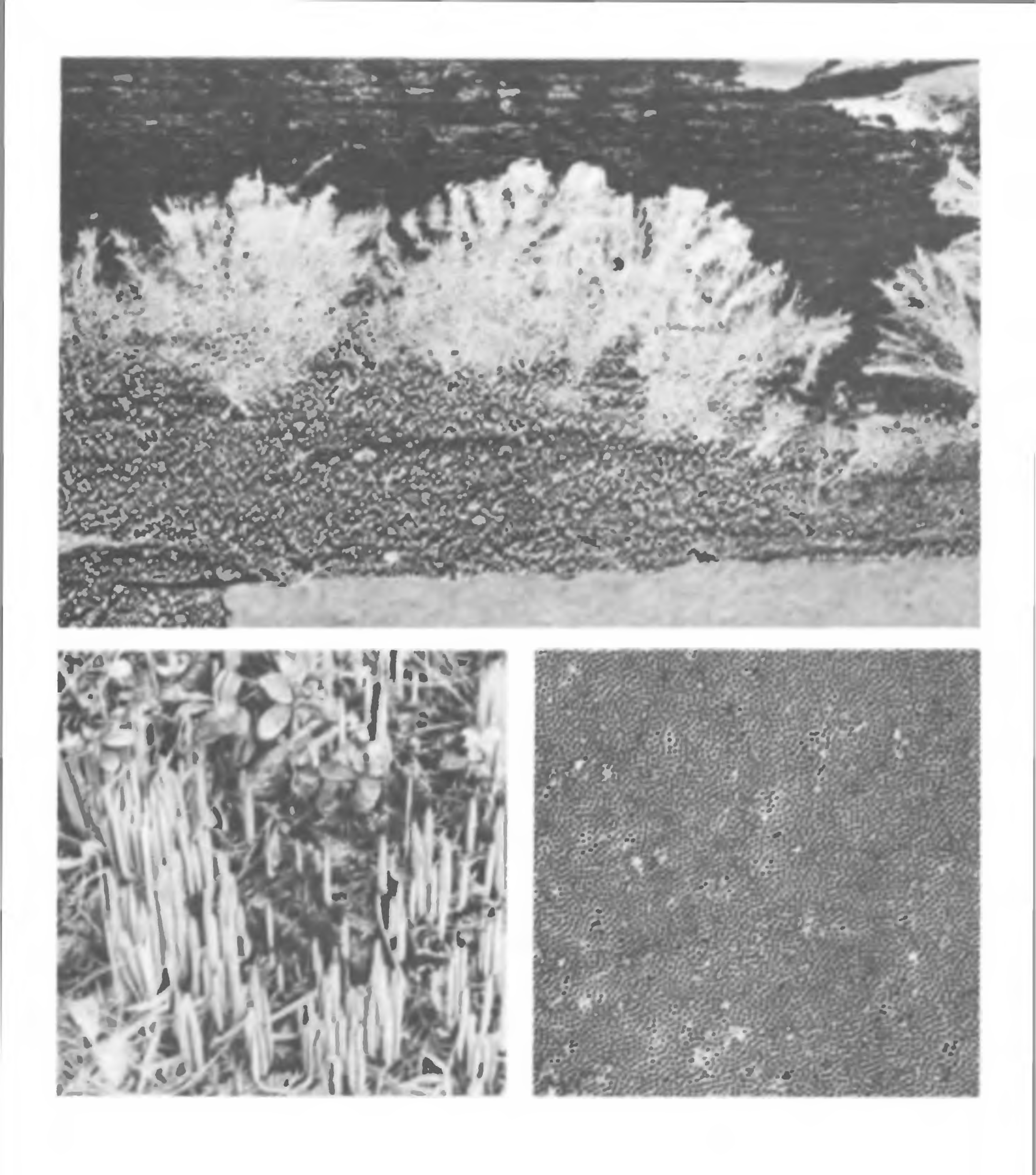


Таблица 30. **Плодовые тела афиллофоровых грибов:**

вверху — трехиспора (Trechispora); внизу слева — рогатик (Clavaria); внизу справа — трубчатый гименофор.

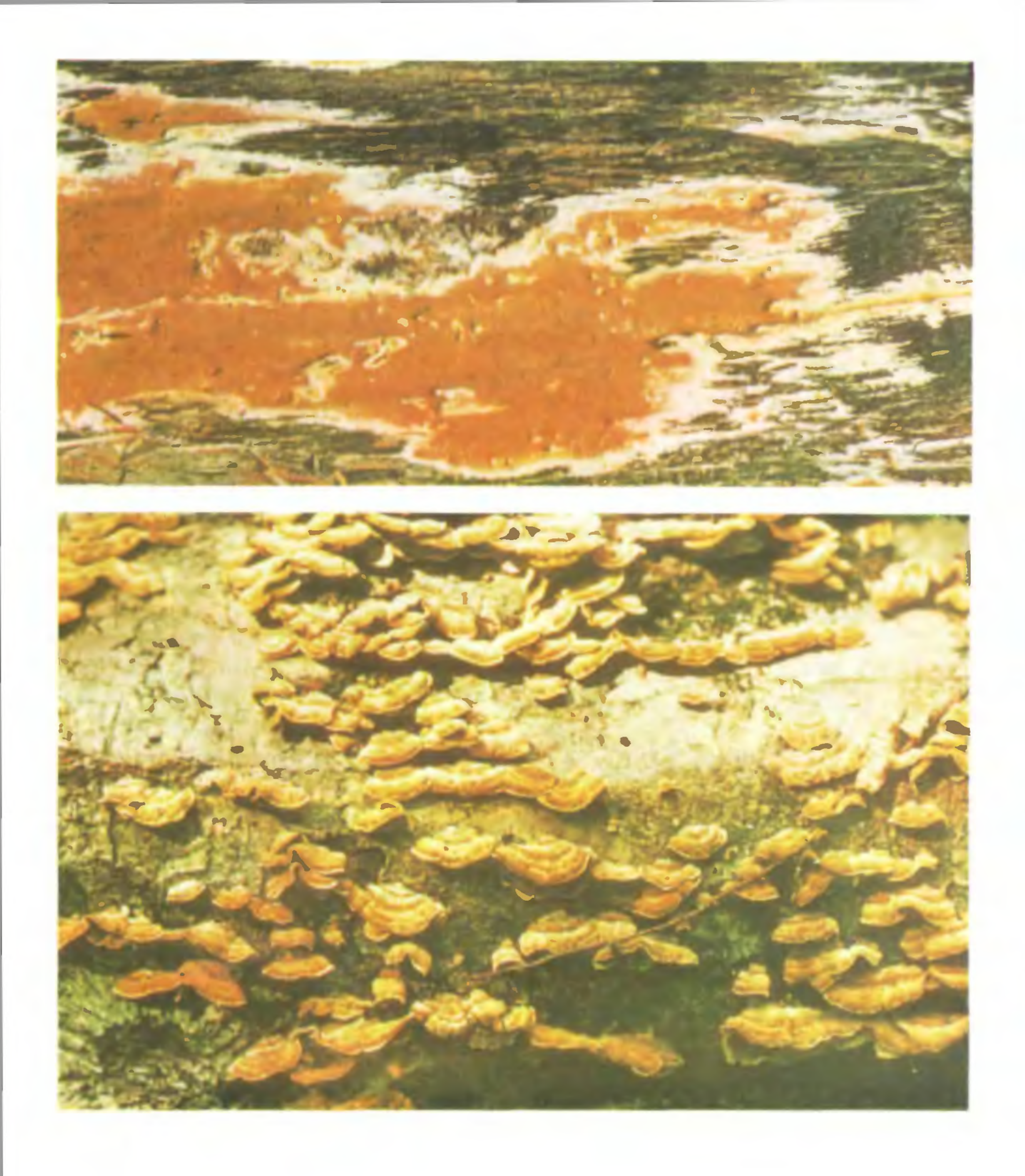


Таблица 31. **Афиллофоровые грибы:**
вверху — мерулиопсис тисовый (Meruliopsis taxicola); *внизу* — стереум жестковолосый (Stereum hirsutum).

Таблица 32. **Афиллофоровые и гетеробазидиальные грибы:**

вверху слева — рамария Инвала (Ramaria invalii); вверху справа — клавариадельфус ситниковый (Clavariadelphus junceus); в середине слева — серая лисичка (Craterellus cornucopioides); в середине справа — кониофора обыкновенная (Coniophora puteana); внизу слева — дакримицес деликвесценс (Dacrymyces deliquescens); внизу справа — калоцера вискоза (Calocera viscosa).

Таблица 33. **Способы прикрепления пластинок агариковых грибов.**

Т а б л и ц а 34. **Болетовые грибы:**

1 — желчный гриб (Tylopilus felleus): *2* — березовик обыкновенный (Leccinum scabrum); *3* — осиновик красный (L. auranticum); *4* — белый гриб (Boletus edulis); *5* — сатанинский гриб (B. satanas); *6* — дубовик оливково-бурый (B. luridus).

Таблица 35. **Болетовые грибы:**

1 — моховик зеленый (Xerocomus subtomentosus); *2* — польский гриб (X. badius); *3* — масленок желтый (Suillus luteus); *4* — масленок лиственничный (S. grevillei); *5* — масленок желто-бурый (S. variegatus); *6* — масленок белый (S. placidus).

Таблица 36. **Болетовые грибы:**

1 — перечный гриб (Suillus piperatus); *2* — козляк (S. bovinus); *3* — болетин полоножковый (Boletinus cavipes); *4* — болетин азиатский (B. asiaticus); *5* — подольшаник (Gyrodon lividus); *6* — каштановик (G. castaneus).

Таблица 37. **Свинуховые и сыроежковые грибы:**

вверху слева — свинушка толстая (Paxillus atrotomentosus); вверху справа — свинушка тонкая (P. involutus); внизу слева — ложная лисичка (Hydrophoropsis aurantiaca); внизу справа — груздь желтый (Lactarius scrobiculatus).

Таблица 38. **Трихоломовые грибы:**

1 — марасмиус ротуля (Marasmius rotula); *2* — удемансиелла широкопластинковая (Oudemansiella platyphylla); *3* — удемансиелла слизистая (O. mucida); *4* — мицена витилис (Mycena vitilis); *5* — калоцибе гамбоза (Calocybe gambosa); *6* — говорушка ворончатая (Clitocybe infundibuliformis).

Таблица 39. **Грибы рода аманита (Amanita).**

вверху слева — красный мухомор (Amanita muscaria); вверху справа — поганковидный мухомор (A. mappa); внизу слева — бледная поганка (A. phalloides); внизу справа — белая поганка, или вонючий мухомор (A. virosa).

Таблица 40. **Культивирование шампиньона:**

в н и з у с л е в а — плодовые тела шампиньона двуспорового (Agaricus bisporus); в в е р х у — шампиньоны на грядках в теплице; в н и з у с п р а в а — стерильная грибница культивируемого шампиньона.

Таблица 41. **Агарикоаые и строфариевые:**

1 — шампиньон обыкновенный (Agaricus campester); *2* — шампиньон Бернарда (A. bernardii); *3* — строфария с морщинистым кольцом (Stropharia rugoso-annulata); *4* — зонтик гребенчатый (Lepiota cristata); *5* — зонтик острочешуйчатый (L. acutesquamosa); *6* — строфария сине-зеленая (Stropharia aeruginosa).

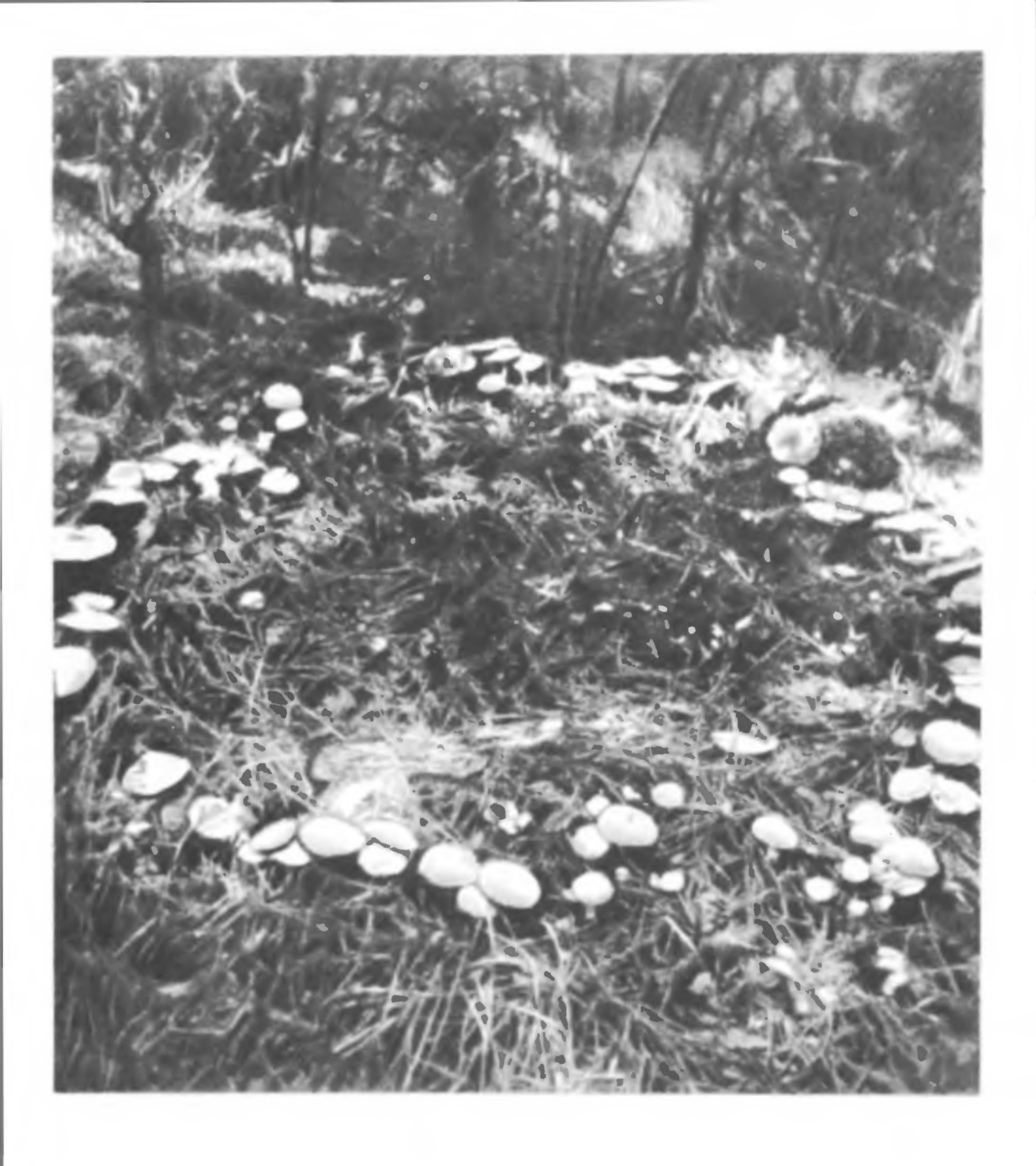


Таблица 42. **«Ведьмин круг», или «ведьмино кольцо».**

Таблица 43. **Агариковые, копринусовые и строфариевые:**

1 — псатирелла корончатая (Psathyrella coronata); *2* — хлорофиллум, или зонтик Моргана (Chlorophyllum molybdites); *3* — цистодерма киноварно-красная (Cystoderma cinnabarinum); *4* — зонтик золотистый (Phaeolepiota aurea); *5* — чешуйчатка золотистая, или ивняк (Pholiota aurivella); *6* — ложноопенок серно-желтый (Hypholoma fasciculare).

Таблица 44. **Коприиусовые и строфариевые:**

вверху слева — навозник белый (Coprinus comatus); **вверху в середине** — навозник серый (C. atramentharius); **вверху справа** — автолиз плодового тела у навозника; **в середине слева** — летний опенок (Kuehneromyces mutabilis); **внизу слева** — ложноопенок кирпично-красный (Hypholoma sublateritium); **внизу справа** — чешуйчатка обыкновенная (Pholiota squarrosa).

Таблица 45. **Сыроежковые:**

вверху слева — рыжик (Lactarius deliciosus); вверху справа — груздь черный (L. necator); в середине слева — подгруздок белый (Russula delica); в середине справа — сыроежка желтая (R. flava); внизу слева — волнушка розовая (Lactarius torminosus); внизу справа — сыроежка болотная (R. paludosa).

Таблица 46. **Гастеромицеты:**

вверху — плодовое тело феллоринии шишковатой (Phellorinia strobilina); внизу — плодовое тело дождевика гигантского, или лангерманнии гигантской (Langermannia gigantea).

Таблица 47. **Гастеромицеты (фаллюсовые):**

1 — веселка обыкновенная (Phallus impudicus): плодовое тело и стадия яйца в разрезе; *2* — мутинус собачий (Mutinus caninus); *3* — цветохвостник яванский (Anthurus javanicus); *4* — цветохвостник Арчера (A. archeri); *5* — решеточник красный (Clathrus ruber); *6* — диктиофора сдвоенная (Dictyophora duplicata).

Таблица 48. **Гастеромицеты:**

1 — круцибулюм гладкий (Crucibulum laeve); *2* — бокальчик полосатый (Cyathus striatus); *3* — феллориния геркулесовая (Phellorinia herculiana); *4* — головач продолговатый (Calvatia excipuliformis); *5* — звездовик черноголовый (Thrichaster melanocephalum); *6* — мириостома шейковидная (Myriostoma coliforme): слева — стадия яйца, справа — зрелое плодовое тело.

Таблица 49. **Гастеромицеты и агариковые:**

вверху слева — дождевик шиповатый (Lycoperdon perlatum); **в середине слева** — дождевик ежевидноколючий L. echinatum); **вверху справа** — порховка чернеющая (Bovista nigrescens); **внизу слева** — шампиньон лесной (Agaricus silvaticus); **внизу справа** — гриб-зонтик пестрый (Macrolepiota procera).

Таблица 50. **Гастеромицеты:**

1 — ризопогон («трюфель») краснеющий (Rhizopogon roseolus); *2* — миценаструм толстокожий (Mycenastrum corium); *3* — ризопогон желтоватый (Rhizopogon luteolus); *4* — звездчатка гигрометрическая (Astraeus hygrometricus); *5* — красноустка красная (Calostoma cinnabarina); *6* — ложнодождевик обыкновенный (Scleroderma aurantium).

Таблица 51. **Пузырчатая головня кукурузы** (возбудитель — Ustilago maydis): пораженный початок.

Таблица 52. **Пыльная головня кукурузы** (возбудитель — Sorosporium reilianum): пораженный султан кукурузы.

Таблица 53. **Дрожалковые грибы:**

вверху слева — эксидиопсис известковый (Exidiopsis calcea); **вверху справа** — эксидия рециза (Exidia recisa); **внизу** — тремискус гельвелловидный (Tremiscus helvelloides).

Таблица 54. **Ржавчинные грибы:**

1 — стеблевая ржавчина злаков (возбудитель — Puccinia graminis), *справа* — уредо- и телейтоспороношение на стеблях пшеницы; *2* — эцидия стеблевой ржавчины на барбарисе; *3* — гимноспорангиум (Gymnosporangium tremelloides) эцидии на листьях яблони; *4* — ржавчина гороха (возбудитель — Uromyces pisi); *5* — поражение сосны вертуном (возбудитель — Melampsora pinitorqua); *6* — поражение можжевельника (возбудитель — Gymnosporangium juniperinum).

Таблица 55. **Паразитные базидиальные грибы:**

вверху слева — эцидии пузырчатой ржавчины на стволе веймутовой сосны (возбудитель — Cronartium ribicola); вверху справа — ризоморфа опенка в основании погибшего дерева; внизу — плодовые тела опенка, выросшие из ризоморф.

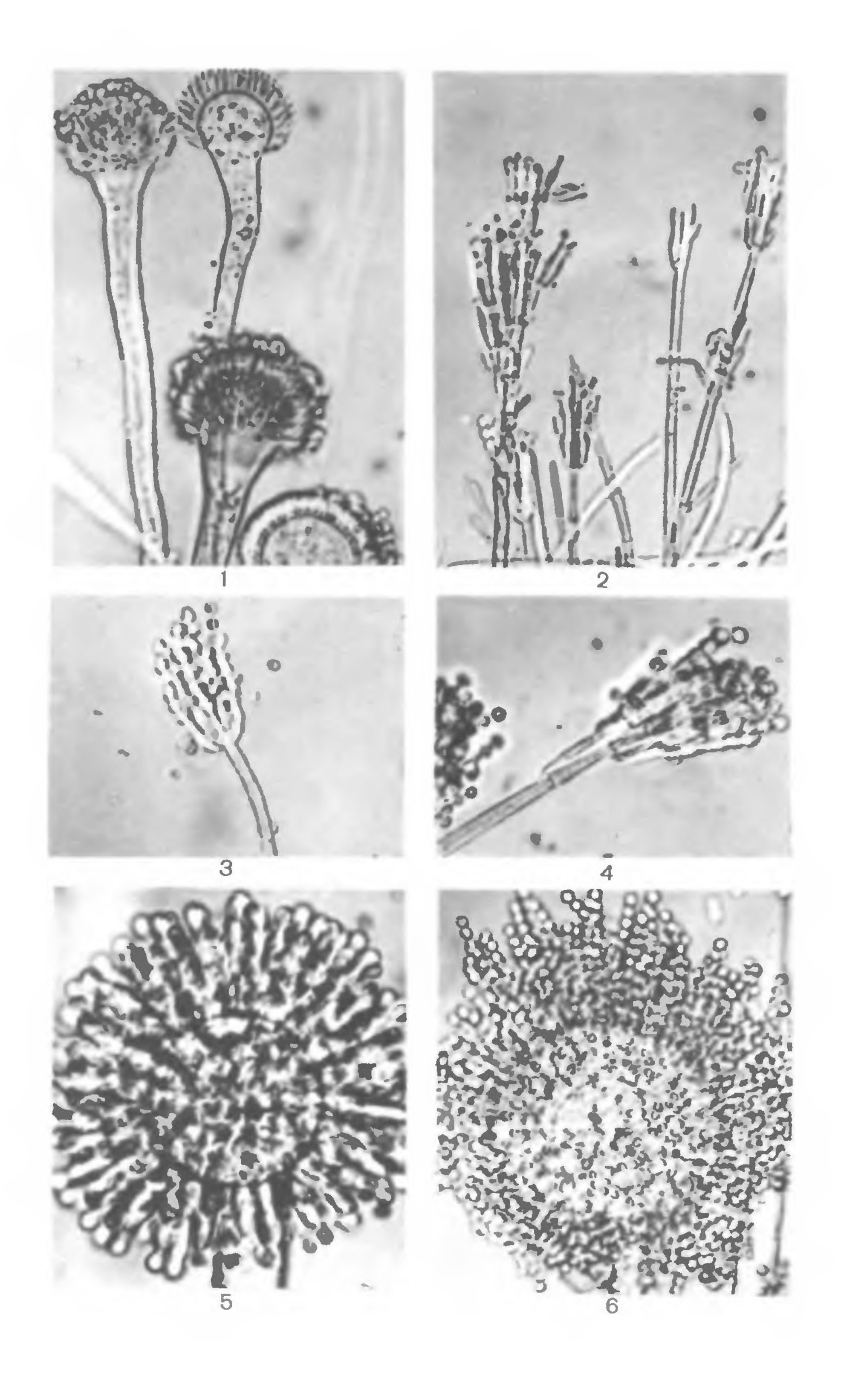


Таблица 56. **Конидиеносцы аспергиллов и пенициллов:**

1 — аспергилл дымящий (Aspergillus fumigatus); *2* — пеницилл алеющий (Penicillium purpurogenum); *3* — пеницилл Тома (P. thomii); *4* — пеницилл зеленоватый (P. viridicatum); *5, 6* — аспергилл охряный (A. ochraceus).

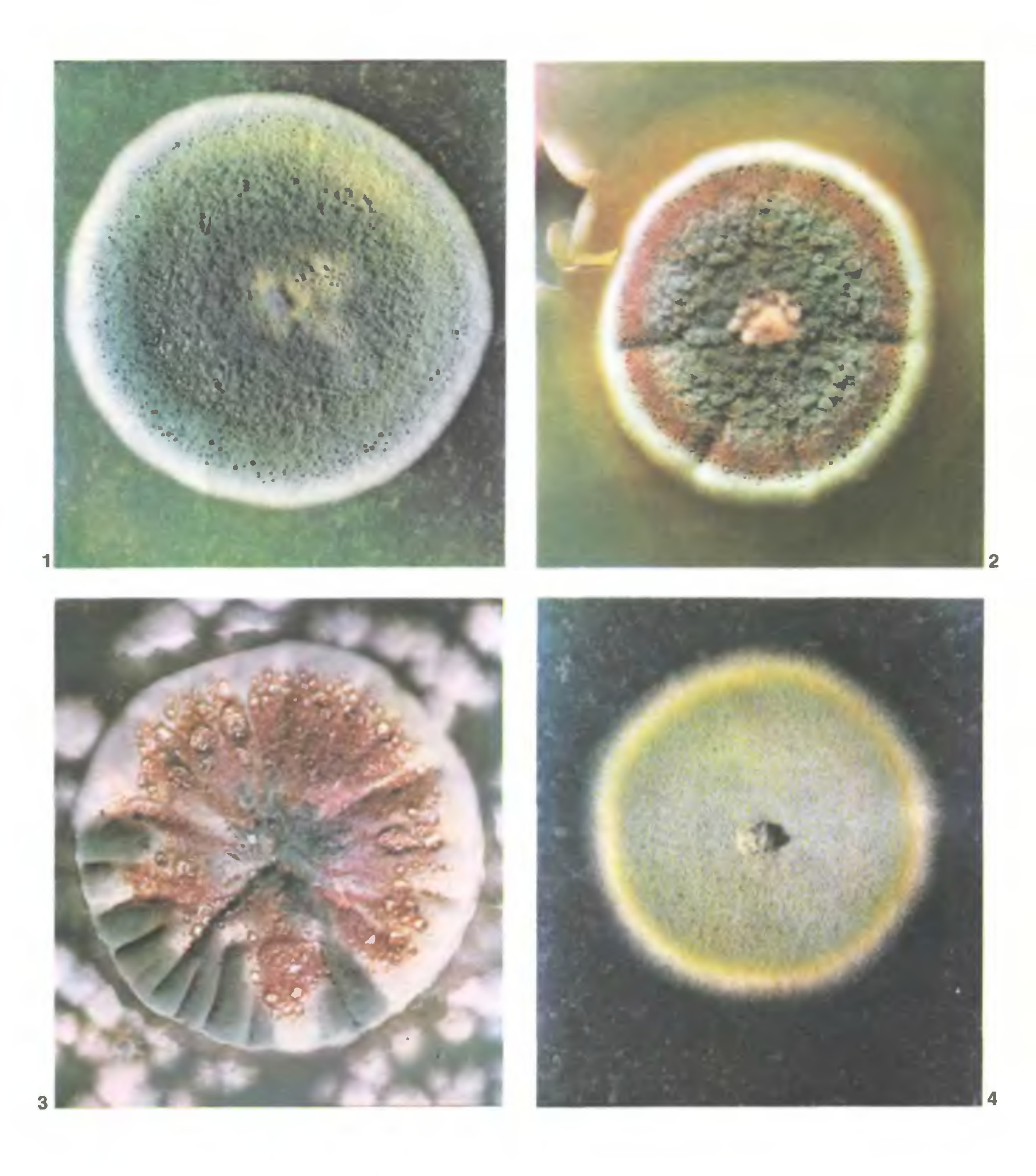


Таблица 57. **Колонии пенициллов:**

1 — пеницилл отмеченный (Penicillium notatum); *2* — пеницилл с золотистым пигментом (P. chrysogenum); *3* — пеницилл Тома (P. thomii); *4* — пеницилл алеющий (P. purpurogenum).

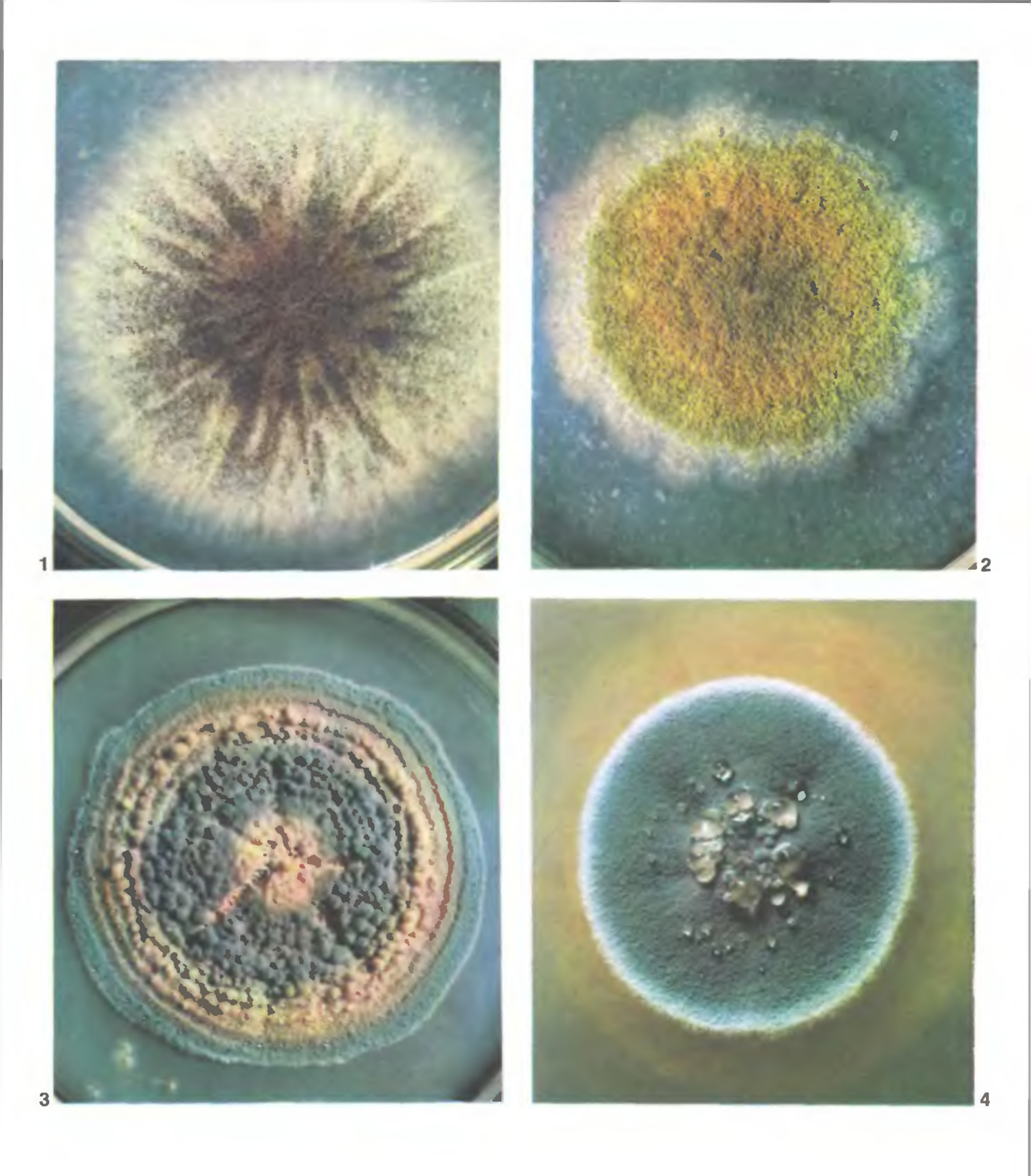


Таблица 58. **Колонии пенициллов и аспергиллов:**

1 — аспергилл черный (Aspergillus niger); *2* — аспергилл желтый (A. flavus); *3* — пеницилл распростертый (Penicillium expansum); *4* — пеницилл циклопический (P. cyclopium).

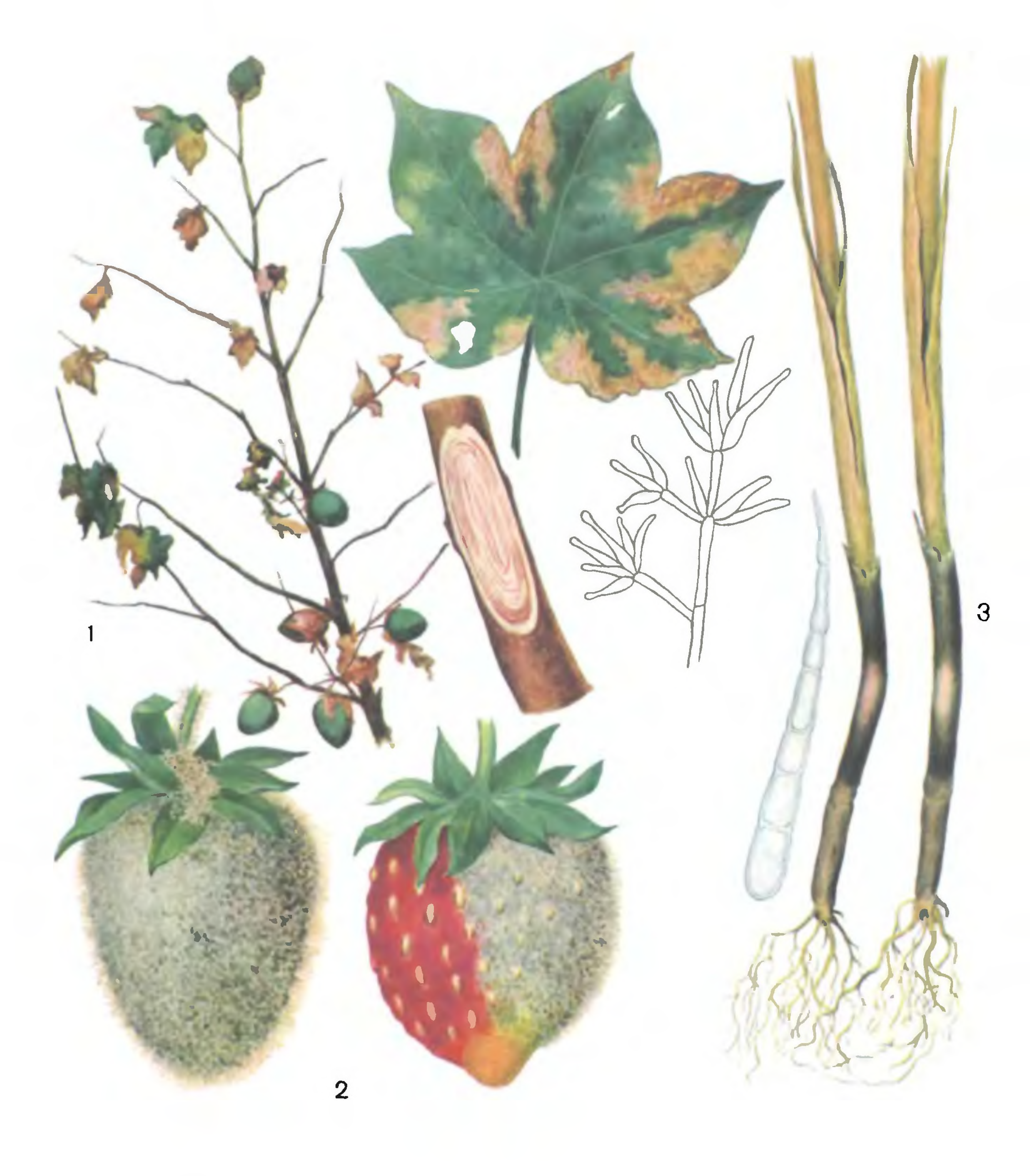
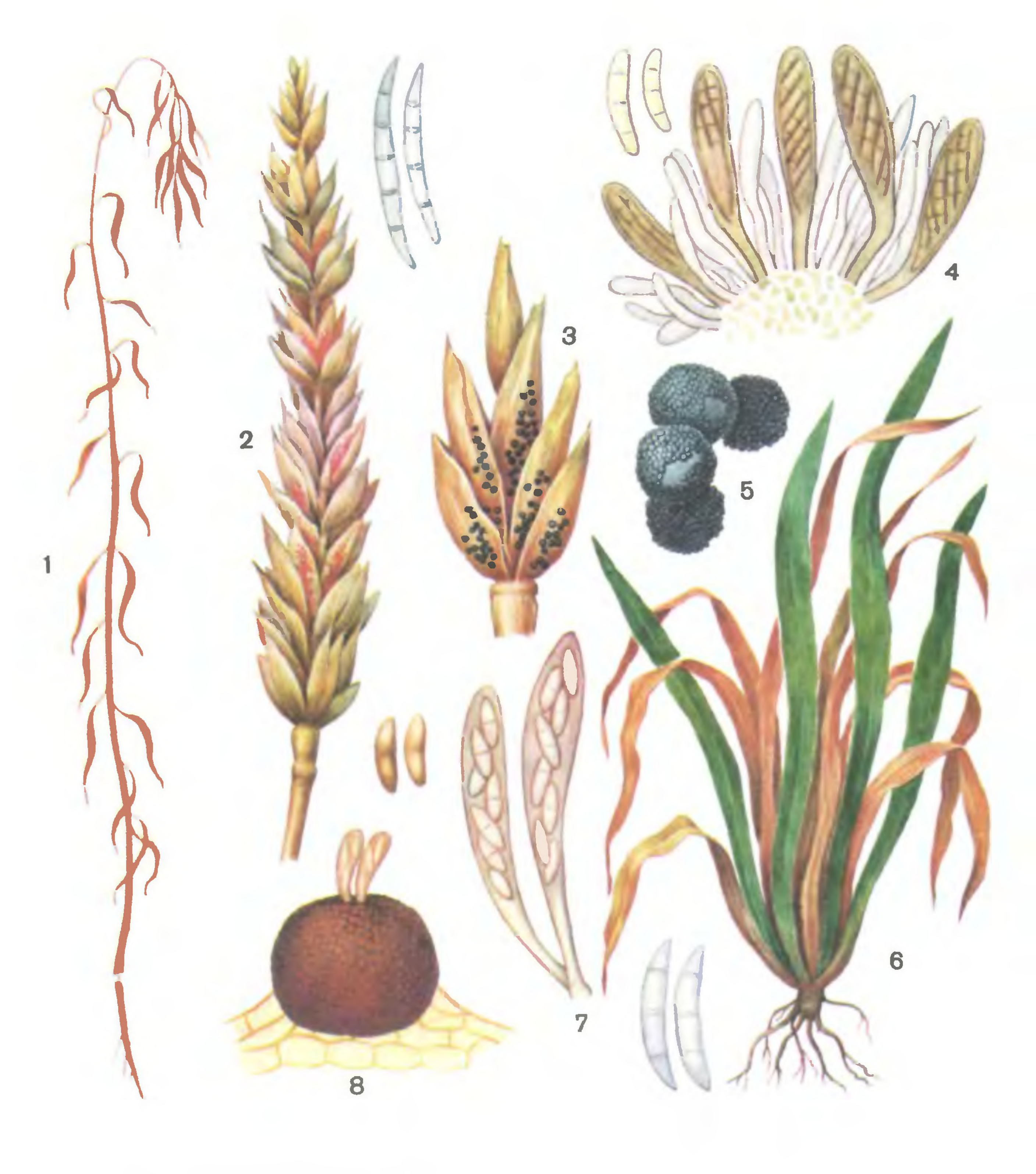


Таблица 59. **Гифомицеты — паразиты растений:**

1 — вертициллезный вилт хлопчатника (возбудитель — Verticillium dahliae), справа — спороношение гриба; *2* — серая гниль земляники (возбудитель — Botrytis cinerea); *3* — ломкость стеблей пшеницы (возбудитель — Cercosporella herpotrichoides), слева — конидия паразита.



Т а б л и ц а 60. **Поражение растений фузариумом:**

1 — фузариозное увядание льна (возбудитель — Fusarium oxysporum f. lini); *2* — фузариоз колосьев пшеницы (возбудитель — F. graminearum), в в е р х у — конидии паразита; *3* — сумчатая стадия гриба (Gibberella zeae) на колосках пшеницы; *4* — сумки этого гриба со спорами; *5* — перитеции этого гриба; *6* — снежная плесень озимой ржи (возбудитель — Fusarium nivale); *7* — сумки возбудителя заболевания (Micronectriella nivalis); *8* — перитеции этого гриба.

Таблица 61. **Гифомицеты и меланкониевые грибы — паразиты растений:**

1 — кладоспориоз томатов (возбудитель — Cladosporium fulvum), внизу — спороношение гриба; *2* — альтернариоз капусты (возбудитель — Alternaria brassicae), внизу — конидии паразита; *3* — антракноз фасоли (возбудитель — Colletorichum lindemuthianum), рядом—спороношение гриба; *4* — антракноз тыквы (возбудитель — C. lagenarium), справа — спороношение гриба; *5* — антракноз винограда (возбудитель — Gloeosporium ampelinum); *6* — гельминтоспориоз ячменя (возбудитель — Helminthosporium sativum), слева — спороношение гриба.

Таблица 62. **Сфероисидные грибы — паразиты растений:**

1 — цитоспороз тополя (возбудитель — Cytospora nivea); *2* — фомоз (черная гниль) моркови (возбудитель — Phoma rostrupii); *3* — лептотириоз плодов яблони (возбудитель — Leptothyrium pomi); *4* — аскохитоз огурцов (возбудитель — Ascochyta cucumeris); *5* — черный рак яблони (возбудитель — Sphaeropsis malorum); *6* — септориоз злаков (возбудитель — Septoria graminis).

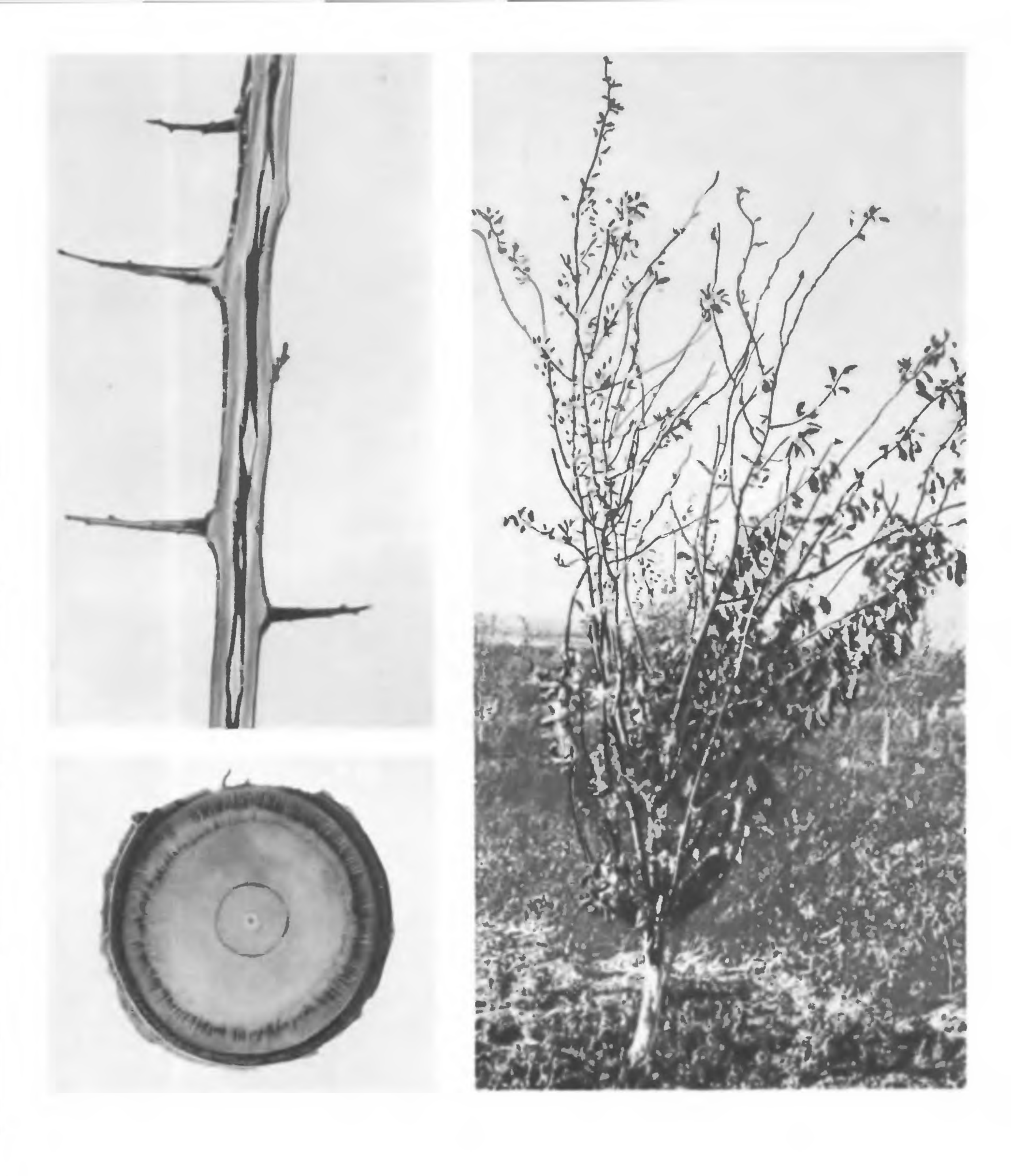


Таблица 63. **Вертициллезное увядание сливы:** справа — больное дерево; слева вверху — продольный, внизу — поперечный срез больной древесины.

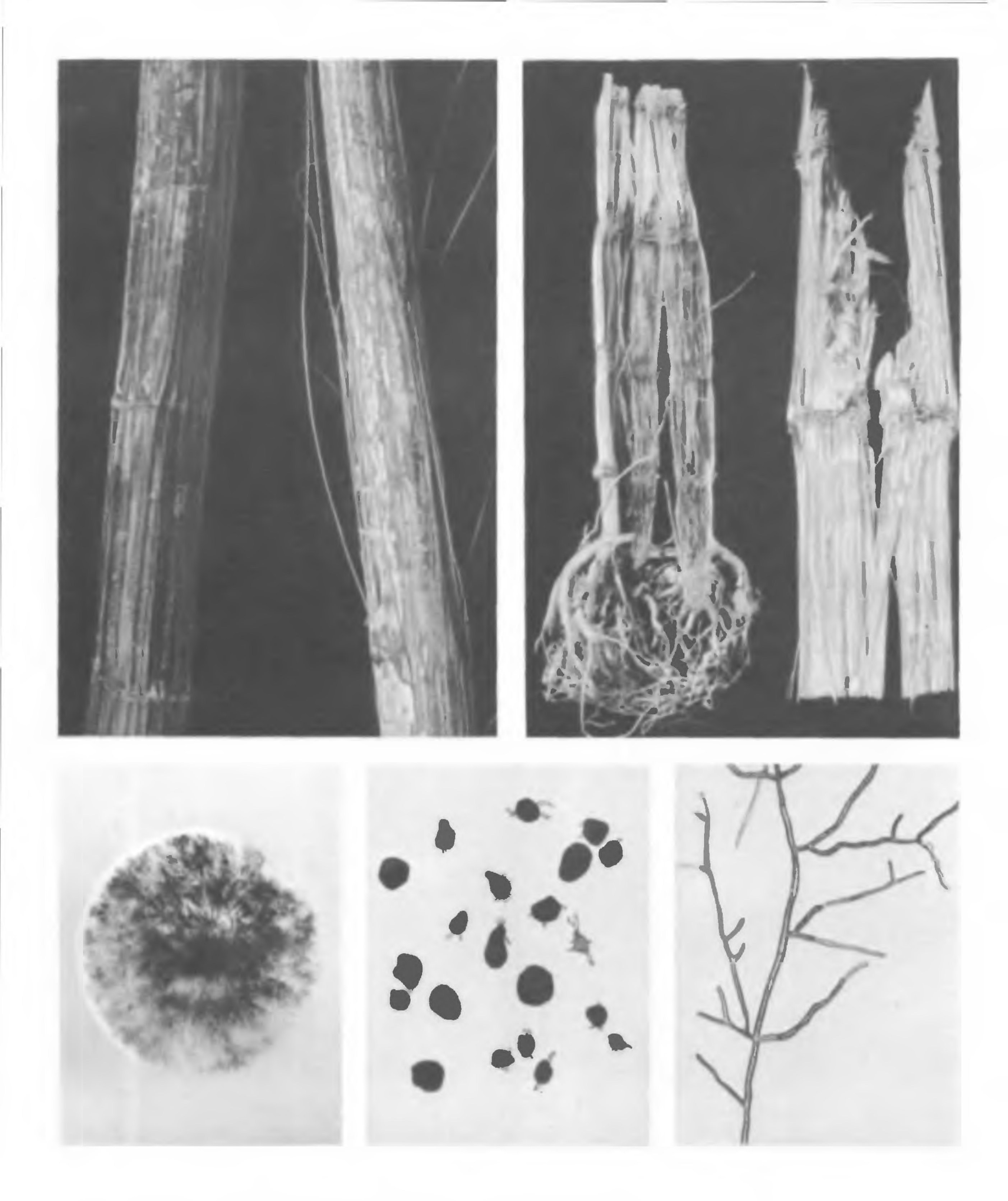


Таблица 64. **Пепельная гниль растений** (возбудитель — Sclerotium bataticola):
вверху слева — пораженный подсолнечник; вверху справа — пораженная кукуруза; внизу слева — колония возбудителя; внизу в середине — склероции; внизу справа — мицелий.